

# **Untersuchungen zur Ultrastruktur der Gonaden von Chironomus Anthracinus (Diptera)**

Normalentwicklung der Hoden im  
4. Larvenstadium, der Puppe und der Imago

I

# **Untersuchungen zur Ultrastruktur der Gonaden von Chironomus Anthracinus (Diptera)**

Hodenstruktur nach Schädigung durch  
parasitäre Nematoden (Mermithidae)

II

Inaugural-Dissertation  
zur Erlangung der Doktorwürde  
der naturwissenschaftlichen Fakultät  
der Albert-Ludwigs-Universität  
zu Freiburg i. Br.

vorgelegt von  
Ulla Eisenhans

1980



# **Untersuchungen zur Ultrastruktur der Gonaden von Chironomus Anthracinus (Diptera)**

Normalentwicklung der Hoden im

4. Larvenstadium, der Puppe und der Imago

I

# **Untersuchungen zur Ultrastruktur der Gonaden von Chironomus Anthracinus (Diptera)**

Hodenstruktur nach Schädigung durch  
parasitäre Nematoden (Mermithidae)

II

Inaugural-Dissertation  
zur Erlangung der Doktorwürde  
der naturwissenschaftlichen Fakultät  
der Albert-Ludwigs-Universität  
zu Freiburg i. Br.

vorgelegt von  
Ulla Eisenhans

1980



UNTERSUCHUNGEN ZUR ULTRASTRUKTUR DER GONADEN  
VON CHIRONOMUS ANTHRACINUS (DIPTERA)

Normalentwicklung der Hoden im  
4. Larvenstadium, der Puppe und der Imago

I



Digitized by the Internet Archive  
in 2026

## Zusammenfassung

Die Keimzellendifferenzierung im Hoden von *Chironomus anthracinus* wurde vom Beginn des 4. Larvenstadiums (L IV) an licht- und elektronenmikroskopisch untersucht.

Die Keimzellen der Anfangsstadien sind von einem mehrschichtigem Follikel-epithel umgeben, welches nach außen durch eine Basallamina begrenzt wird. Diesem Epithel, das an manchen Stellen Ausläufer ins Hodeninnere aufweist, spricht man Nährfunktion zu.

Die Spermatogonien und die Spermatozyten sind durch Zellbrücken miteinander verbunden. Sie bilden Rosetten, die sich bis kurz vor Eintritt in das Puppenstadium erhalten, während die frühen Spermatiden zwar weiterhin über derartige Brücken verknüpft sind, jedoch nicht länger in der alten symmetrischen Anordnung vorliegen. Im Verlauf der Spermiogenese können polygonale "schwalbenschwanzförmige", oval-runde und spindelförmige Spermatiden beobachtet werden, die zunehmend isoliert auftreten.

In den frühen Phasen liegt das Endoplasmatische Retikulum der Keimzellen nur spärlich in Zisternen vor; später bildet es vor allem parafusoriale und astroidale Membranen aus.

Bei der weiteren Ausdifferenzierung zum Spermium findet man das Endoplasmatische Retikulum nur noch im vorderen Teil des axialen Filaments. Von Phase (Ph) 2-4 erscheinen gehäuft randständige Abschnürungen von unterschiedlicher Größe und verschiedenen Inhalts. Bis Ph 7 fallen in den Spermatogonien und Spermatozyten zahlreiche fibrilläre Areale auf, in die Mikrotubuli und größere Tubuli eingelassen sind.

Im speerförmigen Spermium sitzt dem Kern apikal ein trianguläres Akrosom sattelartig auf. Jeweils lateral zum Kern verlaufen 2-4 Halbrinnen von unterschiedlicher Länge.

Das keilförmige zentrioläre Adjunkt der Spermatide, das am Rand helikale Strukturen zeigt, entwickelt sich im reifen Spermium zu einem Annulus von granulärem Inhalt; er geht in 9 rinnenartige Einzelelemente von unterschiedlicher Länge über. Sie umschließen den Beginn des Axonemas (3+2).

In der Diskussion wird auf die Besonderheiten einiger Zellorganellen eingegangen; des weiteren wird eine phylogenetische Wertung des Spermiums versucht.

## Summary

The electronmicroscopic study describes the male germ cell differentiation of *Chironomus anthracinus* (Diptera) from the beginning of the fourth larval instar (L IV). The germ cells of the early stages are surrounded by a multi-layered epithelium which is outwardly bordered by a basal-lamina. This epithelium has nutritive functions, its appendices reach into the interior of the testes.

The spermatogones and spermatocytes are connected by inter-cellular-bridges. They form rosette-like configurations which remain intact up to the pupa stage. The early spermatids are still linked by these bridges, but no longer in the previous symmetrical arrangement.

During the spermiogenesis several morphological changes of the spermatid (polygonal, "swallow-shaped", round-oval and spindle-shaped) can be observed; the spermatids become increasingly isolated.

In the early phases, the endoplasmatic reticulum of the germ cells appears poorly developed in cisternal configuration; later it forms mainly parafusorial and astroidal membranes. In the course of further differentiation to the spermium it is only found at the top of the axial filament. From phase (Ph) 2-4 various peripherally tied off areas of different size and contents are to be found. Up to Ph 7 numerous fibrillar complexes are evident which contain microtubules and larger tubules. Later, in the spear-shaped sperm the triangular acrosome caps the nucleus apically. 2-4 concavities run along the length of the nucleus. The wedge-shaped centriol adjunct of the spermatid which peripherally shows helical structures changes in the spermium stage into an annulus filled with granular material. This annulus turns into 9 groove-like elements of varying lengths which surround the beginning of the axonema (9+2).

In the final discussion some special features of various cell organelles are dealt with; furthermore an attempt is made to evaluate the phylogenetic significance of the sperm.

## 1. Einleitung

Seit etwa 150 Jahren gilt das Interesse der Morphologen und Zytologen einerseits wie der Parasitologen andererseits den männlichen Keimzellen der Insekten, ihrer Entstehung und Entwicklung bzw. Schädigung.

Die frühesten Arbeiten \* (HEGETSCHWEILER, 1820; \* SUCKOW, 1828; \* DUFOUR, 1851; und andere, siehe Zusammenfassung CHOLODKOWSKY, 1905 und KEUCHENIUS, 1913) über die Hoden verschiedener Insektenarten enthalten ausschließlich Angaben über deren äußeren Aufbau und Gestalt. Es folgen Untersuchungen (ROBIN, 1862; BALBIANI, 1885) über die Wanderung der Polzellen, sie stellen das erste Anzeichen einer weiteren Keimzellentwicklung dar. Daran schließen sich Arbeiten über den inneren Bau des Hodens (DEMOKIDOFF, 1902; CHOLODKOWSKY, 1905; KEUCHENIUS, 1913; SNODGRASS, 1935 - Einteilung des Hodens in 4 Regionen: Germarium, Wachstumszone, Reifungszone, Umwandlungszone -) und die Entwicklung der Samenzelle (BÜTSCHLI, 1871; \* LA VALETTE, 1886; TICHOMIROW, 1898; GRÜNBERG, 1903; GEIGY, 1931) an.

Weitere Arbeiten befassen sich mit Fragen zur Genetik der Spermiogenese (METZ, 1916; HUETTNER, 1924; COOPER, 1950).

Bereits bei den ersten lichtmikroskopischen Untersuchungen über Bildung und Funktion der männlichen Keimzelle sind die Dipteren (siehe DUFOUR, 1851; CHOLODKOWSKY, 1905; KEUCHENIUS, 1913; HUETTNER, 1924), insbesondere die Chironomiden (ROBIN, 1862; WEISSMANN, 1864; BÜTSCHLI, 1871; BALBIANI, 1885) beliebte Untersuchungsobjekte, um die Insektenspermiogenese in ihren Grundzügen aufzuklären.

Neue lichtmikroskopische Arbeiten (ABUL NASR, 1950; WENSLER und REMPEL, 1962) befassen sich speziell mit der Anatomie und Histologie des Fortpflanzungsapparates verschiedener Chironomidenarten.

Neben den Chironomiden wird immer häufiger *Drosophila*, insbesondere ihre Spermiogenese untersucht. Hier sind vor allem die hervorragenden Gesamtdarstellungen von TATES, 1971 und STANLEY et al., 1972 zu nennen. Sie beschreiben den Verlauf der ultrastrukturellen Veränderungen während des Entwicklungsprozesses der männlichen Keimzellen von *Drosophila melanogaster*. Spezifische morphologische Charakteristika, wie das Verteilungsmuster und die Ultrastruktur der Mitochondrien, erlauben eine Einteilung der Spermiogenese bzw. Spermioghistogenese in insgesamt 20 verschiedene Stadien.

\* zitiert nach CHOLODKOWSKY, N. (1905)

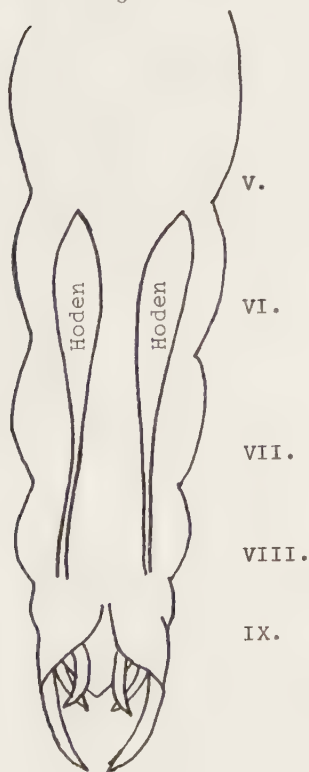
Die vorliegende Arbeit fügt sich in den größeren Zusammenhang der Untersuchungen von WÜLKER und seinen Mitarbeitern zum Mechanismus der Schädigung parasitierter Chironomiden ein (siehe Zusammenfassung WÜLKER, 1964; 1975).

Besonders sei auf die Arbeiten über die Ovarentwicklung (WÜLKER und WINTER, 1970) und über die Ovarschädigung (WÜLKER, 1961; 1971) hingewiesen.

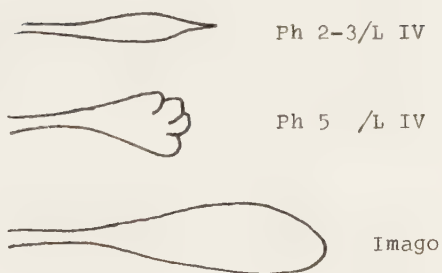
In der vorliegenden Studie wird die Genese der Geschlechtszellen vom 4. Larvenstadium (L IV) an untersucht. Erst ab diesem Stadium, das den größten Teil des gesamten Lebenszyklus einnimmt, läßt sich das Geschlecht der Gonaden feststellen. Bei den Chironomiden bleiben die kugeligen Zellen des Hodens etwas länger undifferenziert als die des Ovars (vgl. SACHTLEBEN, 1918; ABUL NASR, 1950; WÜLKER und WINTER, 1970).

# CHIRONOMUS ANTHRACINUS

ABDOMEN  
der Imago



H O D E N



Zeichnung 1 b

Zeichnung 1a

## 2. Material und Methode

Der größte Teil des Untersuchungsmaterials (*Chironomus anthracinus*) stammt vom 990 m hoch gelegenen Windgfallweiher (Schwarzwald). Für die Lichtmikroskopie wurden laboreigene Züchtungen von *Chironomus thummi thummi* benutzt.

In die Untersuchung waren 32 Imagines, 6 Puppen und 76 Larven einbezogen. Die Einteilung des L IV in 9 Phasen (Ph) erfolgte nach der Methode GÖTZ und WÜLKER (1968).

Für die elektronenmikroskopischen Untersuchungen wurde die sukzessive Glutaraldehyd/1%  $\text{OsO}_4$ -Fixierung verwendet. Zur Orientierung kamen die Objekte in Agarschlitz (WRIGHT und JONES, 1965), daran schloß sich die Einbettung nach der Methode LUFT (1961) an. Geschnitten wurde mit einem Diamantmesser bzw. mit Glasmessern am REICHERT OMU 2 Ultramikrotom. Die erhaltenen Schnitte wurden nach REYNOLDS (1973) mit Uranyl-Acetat/Bleikontrastierung behandelt und an einem ZEISS Elektronenmikroskop EM 9A untersucht. Zur lichtmikroskopischen Orientierung dienten mit Toluidinblau gefärbte Semidünnschnitte.

## 3. Ergebnisse

### 3.1 Lichtmikroskopische Untersuchungen

#### 3.1.1 Allgemeine Angaben

Wie von Dipteren allgemein bekannt (PHILLIPS, 1970), hat auch *Chironomus anthracinus* zu Beginn des L IV-Stadiums ein Paar spindelförmige Hoden (Zeichnung 1a). In der Larve liegen sie im 6. Segment, in der Imago können sie sich ins 7., manchmal bis ins 8. Segment verlagern; dabei vergrößern sie sich. Die Hoden enden blind und sind unifollikulär; in Ph 5-6 des L IV-Stadiums verliert sich vorübergehend ihre Spindelform, an dem blinden Ende entstehen fingerförmige Auswüchse. Von Ph 7 an zeigen die Hoden wieder ovale Gestalt und wachsen bis zur Imago auf das  $3 \frac{1}{2}$ fache ihres bisherigen Volumens an (Zeichnung 1b). Umgeben ist der Hoden von einer Basallamina. Aus den zunächst runden, undifferenzierten Keimzellen des L III-Stadiums (vgl. SACHTLEBEN, 1918; ABUL NASR, 1950) entwickeln sich im L IV-Stadium nach unvollständigen Teilungen des Plasmas Spermato gonien, die über zentripetale Fortsätze miteinander verbunden bleiben und so die bekannte Rosettenform der frühen Spermatogenese-Stadien (vgl. ROSARIO, 1964; KELSOE et al.,

1977 an Cestodes) zeigen. Sie sind über den ganzen Hoden verstreut. Die Anordnung in Rosetten bleibt bei den Spermatozyten der Ph 6-7 erhalten. Im Gegensatz zu *Chironomus dorsalis* (ABUL NASR, 1950) wird bei *Chironomus anthracinus* die Spermiogenese nicht schon in der Puppe, sondern erst in der Imago abgeschlossen. Alle weiteren lichtmikroskopischen Befunde von *Chironomus anthracinus* entsprechen den Untersuchungen von ABUL NASR (1950) an *Chironomus dorsalis*.

### 3.1.2 Follikelepithel

Der Basallamina liegt das Follikelepithel mit seinen ins Hodeninnere reichenden Ausläufern an. Im rostralen und kaudalen Bereich des Hodens sowie zur Außenwand des Tieres hin ist dieses Epithel in den Anfangsstadien (Ph 1-3/L IV) dicker als in den übrigen. Seine Stärke nimmt bis zur Imago ständig ab; an manchen Stellen bleibt lediglich die Basallamina erhalten.

### 3.1.3 Keimzellen

Die Keimzellen sind im L IV-Stadium - wie oben bereits angedeutet - rosettenförmig angeordnet und untereinander über zentripetale Fortsätze des Plasmas verbunden (vgl. WÜLKER und WINTER, 1970). Vermutlich ist die Rosettenbildung der Spermatogonien die Folge synchroner mitotischer Teilungen. Durch Zunahme an Zellvolumen gehen die Spermatogonien in Spermatozyten über, wobei die Rosettenform erhalten bleibt. Das bedeutet, daß bis zur Ph 7, vereinzelt bis zur Puppe, die keulenförmigen Keimzellen miteinander verbunden bleiben. Während in den Ph 1-5 nur Spermatogonien vertreten sind, müssen die Keimzellen der Ph 6 als Spermatozyten gedeutet werden (vgl. Seite 7). Im weiteren Differenzierungsverlauf von Ph 8 an erscheinen bis zur Puppe auch Spermatiden und Spermien in zunehmender Zahl.

Im adulten Tier findet man neben den Spermien noch eine geringe Anzahl von Spermatiden. Bei *Chironomus anthracinus* reicht somit die Spermiogenese bis ins imaginale Stadium. In jungen Imagines beträgt das Verhältnis von Spermatiden zu Spermien zirka 15/85 %. Bei älteren Imagines (2-5 Tage) sind ausschließlich Spermien vorhanden.

Die Imagines von *Chironomus anthracinus* leben unter Zuchtbedingungen etwa 4-5 Tage, ihre Spermatiden haben daher nur eine kurze Zeitspanne für die Ausdifferenzierung zur Verfügung. Im vorliegenden Material von *Chironomus anthracinus* ist weder eine Zonierung der Reifegrade von rostral nach kaudal noch eine Zystenbildung im Hoden festzustellen, wie sie WENSLER und RENPEL (1962) für *Chironomus plumosus* beschreiben.

### 3.2 Elektronenmikroskopische Untersuchungen

#### 3.2.1 Struktur und Entwicklung des Follikelepithels

Zur Leibeshöhle hin wird der Hoden von einer etwa 0,2  $\mu\text{m}$  dicken Basallamina abgegrenzt, die sich im weiteren Entwicklungsverlauf an einzelnen Stellen bis auf zirka 0,6  $\mu\text{m}$  vergrößern kann. An sie schließt sich ein mehrschichtiges Epithel, das sich vorübergehend in den Ph 1-3 rostral und kaudal kappenartig verdickt (Abb. 1'). Zwischen den Follikel-epithelzellen treten Desmosomen auf (vgl. ASHHURST, 1970; und STAEHELIN, 1974) (Abb. 1).

Das Epithel besitzt zumeist länglich polymorphe Kerne mit kleinen flockenähnlich verteilten dunklen Chromatinanhäufungen. Bis Ph 5 sind oft mehrere runde Nukleoli zu beobachten.

Während der gesamten Entwicklung kommen zahlreiche Mitochondrien (Crista-Typ) vor. In der Zeit der stärksten Differenzierung des Follikelepithels (Auflockerung der Epithelverbände und Vermehrung der Zellen) von Ph 4-7 erhöht sich die Zahl der Mitochondrien von zirka 15 auf 45 pro Zellschnitt. In der Nähe der Mitochondrien liegen sehr häufig Bakterioide (vgl. die Befunde am Ovar - WÜLKER und WINTER, 1970) (Abb.2a).

Das Plasma des Follikelepithels ist verglichen mit dem der Keimzellen relativ wenig elektronendicht und besitzt freie Ribosomen. Rauhes Endoplasmatisches Retikulum kommt häufig in kürzeren Abschnitten in paralleler oder zirkulärer Anordnung vor (Abb. 2b).

Von Beginn des L IV an findet man immer mehr dunkel verdichtete, runde Gebilde ("dense bodies" - vgl. WÜLKER, 1971).

In allen Phasen des L IV, in der Puppe und in der Imago sind multivesikuläre Körperchen, Phagosomen, Autophagosomen und große Vakuolen vorhanden. Der heterogene Inhalt der Vakuolen setzt sich aus unterschiedlichen Anteilen lipidartiger Gebilde, elektronendichter Klumpen, vesiko-tubulärer und lamellärer Elemente, degenerierender Mitochondrien und Bakterioide zusammen (vgl. WÜLKER und WINTER, 1970) (Abb. 2c, d).

Durch Verschmelzung mehrerer Vakuolen entsteht eine Auflockerung des Epithels. Gelegentlich treten in ihnen lamelläre Strukturen auf (Abb. 2c). Möglicherweise werden die Zellen durch Aufblähen der Vakuolen des Follikelepithels rein mechanisch ins Innere geschoben (Abb. 3). Auffällig ist, daß sich, beginnend mit Ph 2-4, an mehreren Stellen verschieden große Ausläufer des Epithels nach innen drängen. Diese Ausläufer erscheinen als längliche Pfropfen zwischen den zentripetalen Fortsätzen der Spermatogonien oder sind ins Hodeninnere eingeschoben (Abb. 4a,b,c). Manchmal zeigen sich dort Anschnitte von weiteren Follikelzellen (Abb. 4d); sie sind an ihrer Kern- und Zytoplasmastruktur erkennbar. Die Verbindung von Follikel- und Keimzellen wird dadurch hergestellt, daß beide sehr eng beieinanderliegen und sich gegenseitig umfassen (Abb. 4a, b). Am Übergang des Epithels zu den Ausläufern sind die Zellen meist zylindrisch (Abb. 4c). Je weiter der Vorstoß des Epithels ins Innere erfolgt, desto häufiger werden Zellen und Kerne polymorph. Im Verlauf der späteren Differenzierung verliert das Follikelepithel durch autophagozytäre Vakuolen an Substanz (Abb. 2c). In den Endstadien ist das Epithel auf schmale Zytoplasmastege reduziert,

deren Zellen manchmal noch keulenförmige Kerne (Abb. 5a) enthalten oder aber kernlos sind. Streckenweise kann der Epithelsaum auch völlig verschwunden sein. Die Restbezirke des Epithels sind meist in Histolyse begriffen; in ihnen kommen zahlreiche, den Zellabbau kennzeichnende Vakuolen vor. Oft erkennt man Myelinstrukturen oder elektrodichtete Anteile (Abb. 5b). Diese Vorgänge werden ab Ph 8 immer stärker und zeigen die typischen Kennzeichen einer lokalisierten "nekrotischen Zellauflösung" (Abb. 5c). Die fertigen Spermien sowie die autophagozytären Bezirke nehmen den ursprünglich vom Follikel epithel beanspruchten Platz ein (Abb. 5a).

### 3.2.2 Struktur und Entwicklung der Spermatogonien und Spermatozyten

Zwischen Ph 2-5 des L IV-Stadiums beobachtet man neben den Zellen des Follikel epithels rosettenförmig angeordnete, über Zellbrücken miteinander verbundene Keimzellen (Abb. 6). Die Rosettenform entsteht durch unvollständige Teilung der Zellen (vgl. MEYER, 1961; HOAGE und KESSEL, 1968; KELSOE, 1977). Mehrere Keimzellen (16-32) werden über zentripetale Fortsätze des Plasmas (Zellbrücken) in Form einer Rosette zusammengehalten. Der in den einzelnen keulenförmigen Zellen peripher liegende Kern nimmt den größten Teil des Zellvolumens ein. Je nach Schnitt ist der Kern rund bis oval. Das Chromatin des Kerns kondensiert verschieden stark. Neben dunklem flockigen Material lassen sich in ihm feine fibrilläre Elemente erkennen. Nicht selten zeigt das Kerninnere zwischen Ph 5-7 Vakuolen mit lamellären Strukturen (Abb. 7a). Diese Vakuolen treten auch in späteren Stadien der Ph 6-7 sowie in den Spermatischen auf. In Ph 6, 7 und teilweise noch in Ph 8 weisen die Kerne der Zellen synaptonemische Komplexe auf (Abb. 7b). Seit MOSES (1956) ist bekannt, daß solche Komplexe für das Pachytän der Meiose kennzeichnend sind. Die Keimzellen stellen somit Spermatozyten II dar. Diese synaptonemischen Komplexe wurden von WÜLKER und

.WINTER (1970) auch in der Pro-Oozyte des Ovars von *Chironomus anthracinus* aufgefunden. Die zunächst bis Ph 7, teilweise bis Ph 8+ 9 keulenförmigen Spermatozyten nehmen unregelmäßige Gestalt an. Im Kern findet sich jetzt des weiteren ein Strukturelement, das TATES (1971) bei *Drosophila melanogaster* als "Chromatinsphäre" bezeichnet hat (Abb. 7a, b). Nach TATES ist das kugelartige Gebilde weniger stark kondensiert und soll aus nukleoribosomalen Material bestehen. Der Autor hat die "Chromatinsphäre" in der Nähe des Nukleolus entdeckt; er schreibt ihr die gleiche Innenstruktur wie dem Kern selbst zu, was mit meinen Beobachtungen übereinstimmt. Ab Ph 8 lösen sich die synaptonemischen Komplexe in den unregelmäßig geformten Kernen der polygonalen Spermatozyten zu wolkenartigen Gebilden auf. In derselben Phase zerfallen die regelmäßigen Rosettenstrukturen, obwohl die frühen Spermatiden weiterhin über plasmatische Brücken verbunden bleiben. Zu Beginn der Telophase I verlagert sich der Spermatozytenkern vorübergehend nach apikal. Im weiteren Verlauf wird die Kernhülle gebildet; sie schließt den Kern gegen das Plasma hin völlig ab. Zusätzlich umgeben 2-3fach liegende Zisternen des Endoplasmatischen Retikulums den Nukleus (Abb. 8). Anschließend verteilt sich das Plasma so, daß der Kern erneut seine Lage im Zellzentrum einnimmt. Die apikal gelegenen Zisternen des Endoplasmatischen Retikulums entfernen sich aus Kernnähe und beginnen zusätzliches Plasmamaterial sackartig zu umfassen. Schließlich erscheint der Kern der Spermatozyte kugelförmig; Die Chromatinsphäre löst sich auf. Das Chromatin kondensiert immer mehr und liegt dann in verschiedenen großen Klumpen vor, in die Höhlungen eingelassen sind. Während der Meiose verringert sich das Volumen der Spermatozytenkerne, sowie es TATES (1971) auch für *Drosophila melanogaster* beschreibt. Durch Abschnürungsprozesse des Zellplasmas wird eine weitere Abnahme der Zellmasse erreicht.

Neben der synchronen Wiederherstellung der Kerne in der späten Telophase II läuft der oben beschriebene Prozess bei

etwa 30% der Zellen asynchron ab, das heißt, man findet etwa nur einen oder zwei verschieden weit entwickelte Kerne. Die unterschiedliche Chromatinkondensation weist auf die verschieden weit fortgeschrittene Entwicklung hin (Abb. 9).

Die Nukleoli der frühen Ph 1-4 sind als gut sichtbare dunkle Klumpen über das Kernplasma verteilt. In Ph 5-6 existiert meist nur ein Nukleolus; er liegt azentrisch oder randständig im Kern und nimmt unterschiedliche Formen an, wie sie schon von DAVID (1969) allgemein und von THREADGOLD (1976) an den Spermatozyten der Maus beschrieben wurden. Der Nukleolus der späten Phasen (7-9) wird rund, ist sehr elektronendicht und verschwindet während der Teilungen, um anschließend als kompaktes rundes Gebilde wieder aufzutauchen. Die Nukleoli besitzen ein sehr elektronendichtes homogenes Innere, das wahrscheinlich aus Fibrillen und Granula besteht (vgl. TATES, 1971).

Im Zytoplasma der Keimzellen sind osmiophile Anhäufungen von unterschiedlicher Anzahl und Gestalt zu beobachten. WILSON (1913) bezeichnet sie aufgrund ihrer starken basophilen Anfärbung als Chromatoidkörper (Abb. 7a). Die elektronendichten, homogen granulierten Körperchen zeigen Einbuchtungen. Ihre Zahl verändert sich im Verlauf der Entwicklung; sie kann auf zirka 25 ansteigen.

Das bis Ph 7 nur spärlich erscheinende Endoplasmatische Retikulum (zisternenförmig) vermehrt sich in den nachfolgenden Phasen (7-9). Ferner finden sich zahlreiche freie Ribosomen im Zytoplasma. Gegen Ende des Spermatogonienstadiums entstehen entlang der Kernhülle mehrere Abschnitte parallel angeordneter Kanäle des Endoplasmatischen Retikulums. Für die Telophase I (Ph 7) ist typisch, daß hier je 2 parallel gelagerte Zisternen des Endoplasmatischen Retikulums den apikalen Teil des Kerns umschließen (Abb. 8, 10). Bei einer derartigen Anordnung des Endoplasmatischen Retikulums sprechen TATES (1971) und FRITZ-NIGGLI und SUDA (1972) von parafusorialen Membranen. Sie umfassen den Kern vorerst nicht voll-

ständig und können in verschiedene Abschnitte zerfallen oder blind im Zytoplasma enden. Später, in der Spermatozyte II, sind die oben beschriebenen Kanäle des Endoplasmatischen Retikulums noch zu sehen. Apikal vom Kern heben sie sich in 2-3fach paralleler Anordnung von der Nuklearkapsel ab und umschließen fingerförmig zusätzliches Zytoplasmamaterial (Abb. 1c). Die Kanäle können abschnittsweise unterbrochen sein; sie werden dann in kleinen, runden, vesikulären Abschnitten weitergeführt.

Besonders auffällig in den Spermatogonien bzw. Spermatozyten sind die zahlreichen Filamente. Sie treten ab Ph 2 vereinzelt oder gehäuft als sogenannte "filamentäre Komplexe" auf (Abb. 7a, b). Es sind dünne, unverzweigte elektronendichte Stränge mit einem Durchmesser von zirka  $0,015\mu\text{m}$  und von sehr unterschiedlicher Länge. In diesen Komplexen sowie über das Zytoplasma verteilt, finden sich Tubuli von gleichem Durchmesser (Abb. 11a). Manchmal zeigen sich unter diesen Strängen größere Tubuli (Durchmesser zirka  $0,125\mu\text{m}$ ); sie sind von elektronenlichten Höfen umschlossen und werden nach außen von einer Membran abgegrenzt (Abb. 11a). In einem solchen Komplex lassen sich auch mehrere parallel angeordnete Filamentreihen beobachten, die im rechten Winkel auf andere parallele Filamentreihen stoßen (Abb. 11b). Zusätzlich trifft man auf dünnere Filamentanordnungen in Wirbelform (vgl. KESSEL und PANJE, 1968) (Abb. 11c). In der Ph 6-7 sind die filamentären Komplexe der Spermatozyten so stark ausgebildet, daß häufig mehr als  $1/3$  des Spermatozytenplasmas aus ihnen besteht; von Ph 8 an verschwinden die Komplexe.

Die Mikrotubuli im übrigen Zytoplasma treten vereinzelt auch in der Nähe von Zentriolen (Abb. 12a), chromatoiden Anhäufungen (Abb. 12b) und in den plasmatischen Brücken (Abb. 12 c) auf.

In Ph 2-3 sind in den Keimzellen nur wenige Mitochondrien zu entdecken. Dies stimmt mit den Untersuchungsergebnissen von ANDERSON (1967), TATES (1971) sowie BACCETTI und AFZELIUS (1976) bei der Spermiogenese anderer Insekten überein.

Von Ph 7 an sind in den Ausläufern des Follikelepithels jedoch zahlreiche gut ausgebildete Mitochondrien vorhanden. Mit der Auflösung der zellulären Verbindung der Spermatozyten finden sich mehr und mehr Mitochondrien in den Keimzellen. Während der meiotischen Telophase der Spermatozyten sammeln sich zirka 15-25 Mitochondrien in der Äquatorialebene an, verlängern sich durchschnittlich um das 3-fache, nehmen jedoch  $\frac{1}{3}$  an Dicke ab. In dieser polaren Anordnung verbleiben sie bis kurz nach der erfolgten Zellteilung.

Die Spermatogonien sind bis einschließlich Ph 3 durch 1-3 randständige Plasmaabschnürungen gekennzeichnet (Abb. 13a). Ihr Inneres verändert sich entsprechend ihres Auflösungsgrades. Hierbei treten neben den bekannteren Auflösungsmerkmalen (Plasma-, Granula- und Glykogenartiges Material) auch mehrere fast konzentrische, elektronenoptisch leer erscheinende Kreise auf (Abb. 13a-d). Von Ph 4 an fehlen derartige Vorgänge der Zytoplasmaauflösung. Dafür finden sich Anhäufungen von kleineren Vakuolen, die Plasmaportionen enthalten oder leer sind (Abb. 7a). Kleine Vakuolen liegen zumeist auch an der Peripherie des Spermatogonien- bzw. des Spermatozytenplasmas und schieben sich zum Keimzellrand.

Die für die Spermatogonien und Spermatozyten typischen Fusome (Zellbrücken) verbinden die einzelnen Keimzellen miteinander (Abb. 6, 13c); sie ermöglichen synchronisierte Aktivitäten und helfen dadurch Energie sparen (vgl. KELSEY, 1977). Zahlreiche Autoren haben in verschiedenen Organismen (MEYER, 1961; HOAGE und KESSEL, 1968) derartige plasmatische Verbindungen im Verlauf der Gametogenese festgestellt. In Ph 4 beginnen die Zellbrücken der Spermatogonien zu zerfallen. Sie zerteilen sich in kleine Bruchstücke und sind in ihrem Inneren stark vakuolisiert (Abb. 14). Gelegentlich sieht das zentripetale Material dieser Phase sternförmig aus und erinnert an die Anordnung der astroidalen Membranen (siehe Seite 14) im Bereich der Pole während und nach der II. meiotischen Teilung. Das übrige Material der Zellbrücken ist

stets von zahlreichen länglichen Mitochondrien besetzt. Während der Ph 7-9 sind diese Brücken erneut starken lytischen Prozessen unterworfen, die schließlich zu ihrer Auflösung führen.

Die Zentriolen der Spermatogonien liegen am Plasmarand und sind im rechten Winkel einander zugeordnet (Abb. 15). In der Nähe des Zentriolenpaares erscheinen die Ribosomen weniger dicht gepackt, so daß eine Aufhellung des zytoplasmatischen Materials entsteht. In diesem Bereich finden sich zusätzliche vereinzelte Mikrotubuli (Abb. 12a).

### 3.3.3 Struktur und Entwicklung der Spermatiden und Spermien

Mit dem Beginn der Ph 8 des L IV-Stadiums treten einzelne, danach immer zahlreichere Keimzellen in die Spermiohistogenese ein. Die rosettenartige Anordnung der Spermatozyten geht verloren, dennoch bleiben die frühen Spermatiden über Zellbrücken miteinander verbunden. KELSOE (1977) bezeichnet diese Anordnung als "clusters".

Die polygonale Spermatide nimmt aufgrund verschiedener Auflösungsprozesse im Plasma (Lysis, autophagozytäre Vakuolen) (Abb. 16a) ein "schwalbenschwanzartiges" Aussehen an (Abb. 16b). Nach Bildung der Initialregion des Axonemas entwickelt sich daraus die mehr rund-ovale Spermatide; in ihr findet die weitere Ausbildung von Adjunkt und Akrosom statt. Danach wird der rund-ovale Kern zunächst spindel- und dann speerförmig, wodurch die gesamte Spermatide Speerform erhält (Abb. 17a, b).

Das Chromatin der verschiedenen Kernstadien variiert in seiner Struktur. Es ist homogen oder unterschiedlich dick gepackt und weist im Inneren zum Teil Höhlungen auf. Der reife Spermienkern zeigt infolge seiner starken Kondensierung einen wesentlich kompakteren Inhalt. Entlang des speerförmigen Spermatidenkerns treten in symmetrischer Zuordnung mehrere Einbuchtungen auf, die von elektronendichtem Material ausgekleidet sind (Abb. 18). Sie reichen fast über die Länge

des Kerns. Vom Zentriol an, das haubenförmig vom Kern umschlossen wird, erstreckt sich bis in die Nähe des Akrosoms zentral ein zylindrischer Innenraum; er ist mit granulären Substanzen teilweise ausgefüllt (Abb. 19) (BACCETTI, 1972). Dieser Zentralzylinder bleibt im Spermium erhalten und öffnet sich während des Entwicklungsverlaufes seitwärts zum Plasma hin (Abb. 20a, b). Anschließend verkürzt er sich, was auch an den Spermien in den Samentäschchen des Weibchens zu beobachten ist.

Das sich im Spermatidenkern entwickelnde System von parallel angeordneten Mikrotubuli (SHOUP, 1967) bleibt zunächst im Spermium in Längsrichtung von Kern und Axonema erhalten (Abb. 20a) und verschwindet erst gegen Ende der Genese. Das Spermium, das in die Ausführgänge des Geschlechtsapparates übertritt, besitzt keine Mikrotubuli mehr (vgl. BACCETTI und AFZELIUS, 1976).

Der Nukleolus ist kurz nach der Teilung in den Anfangsstadien der Spermatiden noch zu sehen, nach dem "Schwalbenschwanzstadium" verschwindet er.

In der Frühphase der Spermatide sind die Chromatoidkörper selten; sie befinden sich häufig in der Nähe der polaren Mitochondrienansammlung. Vom "Schwalbenschwanzstadium" an fehlen sie.

Das Endoplasmatische Retikulum der rund-ovalen Spermatide bildet erneut Kanäle, die parallel zur Zelloberfläche angeordnet sind, blind im Zytoplasma enden oder untereinander Querverbindungen eingehen. Ein derartiges Kanalsystem bezeichnen FRITZ-NIGGLI und SUDA (1972) als anastomosales Membransystem (Abb. 21). Die "schwalbenschwanzartige" Spermatide läßt eine Weiterentwicklung des Endoplasmatischen Retikulums erkennen, denn apikal entstehen zirka 11-12 sternförmig angelegte Membranen des Endoplasmatischen Retikulums, zwischen die sich weitere Vesikel einlagern. Diese astroidalen Membranen (vgl. TATES, 1971) bilden sich vermutlich dadurch, daß die parafusorialen Membranen vom distalen Pol des Kerns abgelöst werden.

Apikal laufen diese zirka 12 astroidalen Membranen kappenförmig aufeinander zu, ohne sich zu verbinden. Bei der Streckung der Spermatide lösen sie sich wieder auf. Kürzere Zisternen findet man nur noch in der Vorderregion des Axonemas; später tauchen sie nicht mehr auf.

Nach der II. meiotischen Teilung geht die durch Anhäufung der Mitochondrien bedingte Polarität der Zellen verloren. Gleichzeitig verringert sich die Zahl der Mitochondrien. Morphologisch zeichnen sie sich in den frühen Spermatiden durch Volumenzunahme und Verkürzung aus. Diese aufgequollen erscheinenden Mitochondrien zeigen statt der bisherigen Cristae oft nur noch eine Längsfalte. Im "Schwalbenschwanzstadium" der Spermatide sind die degenerativen Mitochondrien nur sehr spärlich vorhanden (Abb. 16b). Bei der Weiterentwicklung der Spermatide zur Spindelform verschwinden sie. Vermutlich wandeln sie sich zu mitochondrialen Derivaten des Axonemas um; dort flankieren 2, seltener 5 Derivate das axiale Filament (Abb. 22a, b). Die mitochondrialen Derivate der Spermatide erweisen sich im Längsschnitt oval und machen einen elektronenoptisch homogenen Eindruck. Im Spermium zeigen diese Derivate eine Schrägstreifung in periodischen Abständen, die auf parakristalloides Material hindeutet (vgl. PHILLIPS, 1970; BACCETTI, 1972; 1977) (Abb. 22 c).

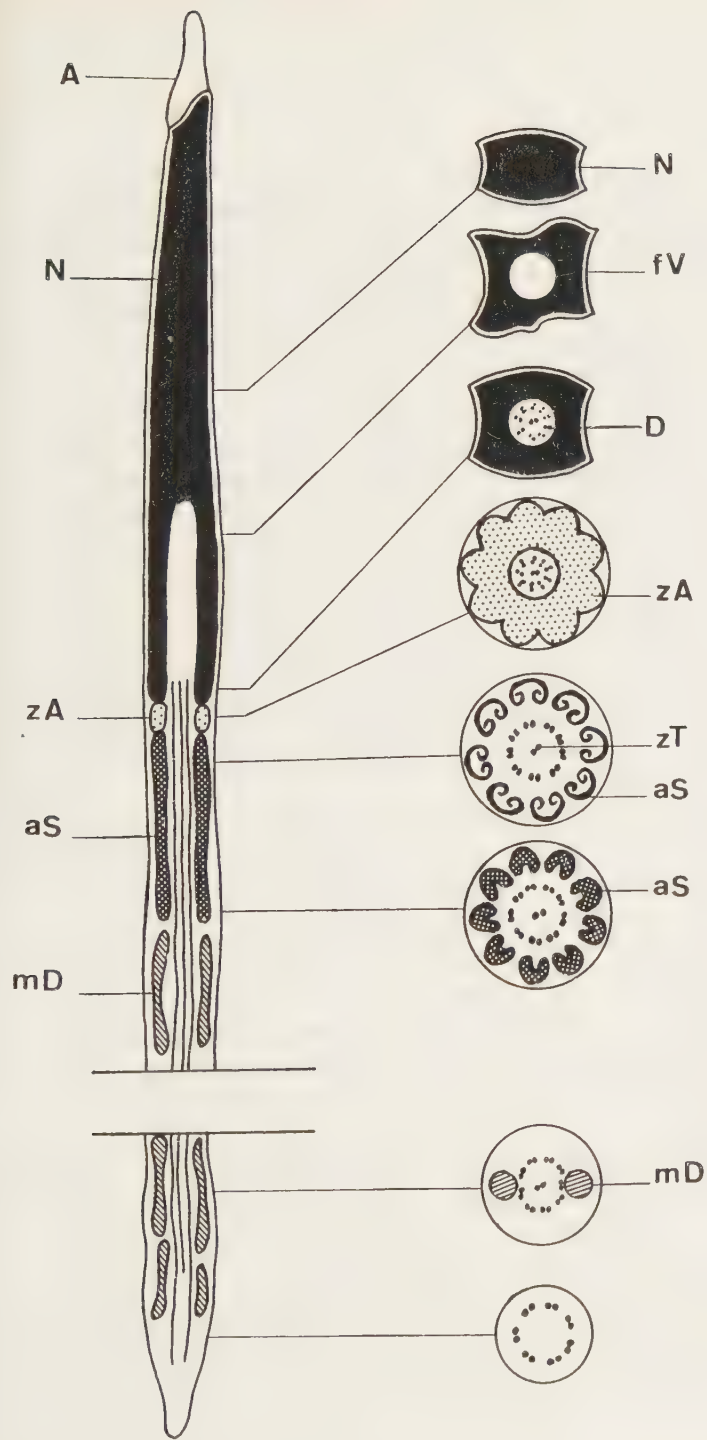
Beim Übergang der polygonalen zur "schwalbenschwanzförmigen" Spermatide vermehren sich Vesikel und Vakuolen primär in der kappenartigen Ausbuchtung der parafusorialen Membranen jenes Bereiches, in dem später das Akrosom entsteht. Akrosom und Axonema sind im allgemeinen polar einander zugeordnet. Aus der akrosomalen Vakuole (Abb. 17a) entwickelt sich in der späten Spermatide ein stark kondensiertes Dreieck (Abb. 17b). Im Spermium entsteht daraus eine trianguläre Speerspitze, die zwischen sich und dem Kern, auf dem sie sattelförmig sitzt, eine Membran ausbildet (Abb. 23).

Die Ausdifferenzierung der Spermatide zum Spermium ist zugleich von einer starken Verminderung des Zytoplasmas durch

Auflösungs- und Abschnürungsprozesse begleitet. Im Zusammenhang mit diesen Prozessen entstehen Vakuolen, die sich mit ihrem fein granulären oder lamellären Material an den Rand schieben, dort aufbrechen und Einbuchtungen entstehen lassen. Die in der Spermatide gleichzeitig beginnende Axonembildung und die Verringerung des Zytoplasmas geben der Keimzelle vorübergehend ein "schwalbenschwanzförmiges" (Abb. 16b), danach spindelförmiges (Abb. 17b), beim Spermium ein speerförmiges Aussehen (Zeichnung 2).

*Chironomus anthracinus* besitzt in den frühen Spermatidenstadien ein Zentriolenpaar, in den späteren Stadien und im Spermium nur ein Zentriol. Es lagert sich dem Kern an, und bald unterscheidet man einen distalen und proximalen Bereich (FRITZ-NIGGLI und SUDA, 1972). Der distale Teil besitzt 9 propellerartig angeordnete Triplets (Abb. 24). Sie befinden sich in einem Hohlzylinder, der sich nach der Peripherie hin immer mehr verdichtet (Abb. 18). Zwei dieser Tubuli (A,B) liegen eng aneinander, mit ihnen bildet der dritte (C) einen Winkel von über  $90^{\circ}$ . In 9-facher Wiederholung ist der B-Tubulus über einen hakenartigen Auswuchs mit dem C-Tubulus des jeweils im Uhrzeigersinn vorausgehenden Triplets verbunden; die A-Tubuli sind kreisförmig durch Speichen aneinander gekoppelt. Weitere derartige Speichen laufen von Tubulus A radial zum Zentrum hin. Den proximalen Zentriolenteil erkennt man daran, daß die Triplets in Doubletten übergehen und zwei Zentraltubuli erscheinen (Abb. 18). Das Endstück des proximalen Zentriols wird durch einen dunklen amorphen Annulus gekennzeichnet. Das Zentriol von *Chironomus anthracinus* stellt sich bis auf die hakenartigen Verbindungen der Tubuli (vgl. BACCETTI und AFZELIUS, 1976) ähnlich dar wie das von *Drosophila melanogaster* (FRITZ-NIGGLI und SUDA, 1972).

Die neu auftretende Struktur um den proximalen Teil des Zentriols bezeichnet man allgemein als zentrioläres Adjunkt (GATENBY und TAHSMISIAN, 1959; PHILLIPS, 1970; BACCETTI und AFZELIUS, 1976). In der Plasmaeinbuchtung des Kerns wächst der proximale Zentriolenteil zum Axonema aus. Bei der sich



S P E R M I U M von Chironomus anthracinus längs:

|                                 |                              |
|---------------------------------|------------------------------|
| A : AKROSOM                     | mD : MITOCHONDRIALE DERIVATE |
| as : AKZESSORISCHE STRUKTUREN   | N : NUKLEUS                  |
| D : DOUBLETTEN                  | zT : ZENTRAL - TUBULI        |
| fV : FURCHENARTIGE VERTIEFUNGEN | zA : ZENTRIOLARES ADJUNKT    |

streckenden Spermatide wird der distale Teil des Zentriols apikal größer und dringt immer mehr in eine hier entstehende Kerninvagination ein. Das Zentriol der spindelförmigen Spermatide wird vom jetzt keilförmigen zentriolären Adjunkt kaudal umfaßt (Abb. 17a, b). Es verdichtet sich am Rand und entwickelt helikale Strukturen. Bei *Chironomus anthracinus* bleibt das Adjunkt im Gegensatz zu anderen Insektenarten (PHILLIPS, 1970; BACCETTI und AFZELIUS, 1976) bis ins reife Spermium erhalten (Abb. 25a). Beim reifen Spermium besteht das Adjunkt aus einem helleren granulären Annulus, der den größten Teil des proximalen Zentriols umschließt. In diesem Stadium zeigen sich (bis jetzt nur bei *Chironomus anthracinus*) im Anschluß an das zentrioläre Adjunkt 9 spiralenförmige Rinnen (Abb. 25b); sie umgeben für zirka 1,5  $\mu\text{m}$  den vorderen Teil des Axonemas (Abb. 26). PHILLIPS (1966) fand eine ähnliche Struktur in lateralen Kerneinbuchtungen am Spermium von *Sciara coprophila* (Diptera). Derartige Gebilde sind vorübergehend am Kern und Zentriol (Abb. 27a, b) in unterschiedlicher Zahl angeordnet.

Das axiale Filament der Spermien von *Chironomus anthracinus* zeigt eine 9+2 Tubuli-Anordnung (Abb. 28) - wie sie für zahlreiche Zilien des Pflanzen- und Tierreiches beschrieben wird (PHILLIPS, 1970; BACCETTI, 1970). Die von beiden Autoren untersuchten Insekten weisen neben diesem Grundschema und anderen möglichen Mustern in der Hauptsache eine 9+2+2 Kombination der Tubuli auf. Die Tubuli im Axonema von *Chironomus anthracinus* sind anfänglich innen elektronenlicht (Abb. 22b), im weiteren Differenzierungsverlauf erscheinen sie als solide Stränge (Abb. 28).

Der Aufbau eines normal entwickelten Spermiums von *Chironomus anthracinus* entspricht dem anderer Insekten (vgl. PHILLIPS, 1970; BACCETTI und AFZELIUS, 1976). Man unterscheidet einen Kopf- und einen Schwanzteil (Zeichnung 2).

Neben den beschriebenen, sich differenzierenden Keimzellen beobachtet man über alle Phasen hinweg auch Degenerationsstadien. Die Zerfallerscheinungen beginnen oft damit, daß

sich in dem verhältnismäßig großen Nukleus zirkulär Chromatinflocken anhäufen oder Chromatin peripher auskondensiert. Auch die gelegentlich hell erscheinende Matrix dürfte Folge lytischer Vorgänge sein. Die Endphase der degenerativen Prozesse besteht in einer stetig zunehmenden Zusammenballung von Kern- und Zytoplasmamaterial, so daß unter Umständen nur noch zirka  $1/18$  des bisherigen Zellvolumens übrig bleibt, das anschließend vakuolisiert wird und weiter zerfällt. Daneben findet man zahlreiche Aberrationen wie die Krümmung von Kopf zu Schwanz, Torsionen am oberen Teil des Axonemas (Abb. 29a) oder seine Verdopplung (29b). Gelegentlich sieht man Anschnitte, auf denen der Kern neben dem Zentriol zu liegen scheint (Abb. 29c).

In den imaginalen Hoden treten unter Zuchtbedingungen im Alter von 4-5 Tagen gehäuft phagozytäre Bezirke auf (Abb. 30), deren Inhalt zunehmend aus unvollständig lysiertem membranösem Material besteht. Der Hoden zeigt dann die typischen Merkmale einer Involution.

## Diskussion

### Allgemeine Merkmale des Hodenbaus und Stadien der Keimzellentwicklung

Insekten besitzen im allgemeinen paarige Hoden, die von einer Basallamina und einem ein- bzw. mehrschichtigen Epithel umgeben werden; im Inneren befinden sich mehrere Follikel. Die Vielgestaltigkeit des Hodenbaus der Gattungen resultiert aus der unterschiedlichen Anordnung, Ausprägung und Anzahl dieser Follikel (WEBER, 1933; SNODGRASS, 1935; WIGGLESWORTH, 1955; ENGELMANN, 1970; PHILLIPS, 1970). Für Dipteren ist in der Regel ein spindelförmiger, blind endender unifollikulärer Hoden typisch (ABUL NASR, 1950; WENSLER und REMPEL, 1962).

Bei den Chironomiden (Diptera) weist der von der Basallamina und einem mehrschichtigen Epithel umgebene larvale Hoden von *Chironomus plumosus* (WENSLER und REMPEL, 1962) vorerst 2 Kammern auf. Die vordere, das Germarium, enthält radial angeordnet Keimzellröhren. In ihnen liegen in Zysten zunächst die undifferenzierten Keimzellen vor, die sich zu Spermatogonien entwickeln; beide werden von Trophozyten ernährt. In der hinteren Kammer findet man Spermatozyten die vorübergehend Rosettenform zeigen und im weiteren Entwicklungsverlauf voneinander isoliert werden. Diese hintere Kammer stellt demnach die Umwandlungs- und Reifungszone dar. Der adulte Hoden besteht nur noch aus einer Kammer, ist auf die Hälfte seines bisherigen Volumens verkleinert und enthält ausschließlich Spermien sowie zahlreiche Trophozyten. *Chironomus dorsalis* (ABUL NASR, 1950) zeigt die gleiche spindelförmige Ausbildung des Hodens. Er ist von Basallamina und Epithel umgeben, und in seinem Inneren findet man vorerst undifferenzierte runde Spermatogonien. Nach ABUL NASR entsprechen sie Spermatozyten; er erkennt dieselbe rosettenartige Konfiguration sogar bei den frühen Spermien. Vom Puppenstadium des Hodens an beobachtet er nur noch isolierte Spermien und degenerierende Zellen.

Die Ausbildung eines Germariums bei *Chironomus plumosus* dürfte

artspezifisch sein, denn *Chironomus anthracinus* und *Chironomus dorsalis* besitzen einen unifollikulären Hoden, der keine Zonierung aufweist. In allen 3 Arten jedoch sind die Keimzellen infolge unvollständiger Teilungen über Zellbrücken miteinander verbunden und liegen daher von Ph 2-7 des L IV-Stadiums überall im Hoden vor. Für eine Unterteilung in Spermatogonien I und II gibt es bei *Chironomus plumosus*, *Chironomus dorsalis* und *Chironomus anthracinus* keine eindeutigen Anhaltspunkte. In *Drosophila melanogaster* (COOPER, 1950; TATES, 1971) lassen sich Spermatogonien I und II dadurch voneinander unterscheiden, daß für die Spermatogonien I das Auftreten in der Einzahl und ein asynchroner Ablauf der Mitosen bezeichnend ist, während die in Zysten auftretenden Spermatogonien II einen synchronen Teilungsmodus erkennen lassen. Bei den Chironomiden ermöglicht vermutlich die Rosettenbildung den für die Spermatogonien II üblichen Teilungsmodus. Spermatogonien I und II und Spermatozyten I und II lassen sich höchstens grob durch Rückschlüsse in die Phasenskala des Larvenstadiums einordnen: Einmal dadurch, daß in Ph 1 die Keimzellen undifferenziert erscheinen und Spermatozyten in Ph 5-6 auftreten, so daß für die Spermatogonien I und II und die Spermatozyten I die Ph 2-4 übrigbleiben, zum anderen dadurch, daß die Keimzellen von Spermatozyten I und II sich im Volumen voneinander unterscheiden (vgl. TATES, 1971). Eine Differenzierung von Spermatogonien II scheint nach der Ansicht von TATES möglich, der feststellt, daß in den Spermatozyten I unter anderem eine erhebliche Mitochondrienvermehrung einsetzt. Da ab Ph 4 in den Keimzellen von *Chironomus anthracinus* vermehrt Mitochondrien zu beobachten sind, könnte dies darauf hindeuten, daß Spermatozyten I vorliegen und Spermatogonien I und II daher in die vorhergehenden Phasen einzuordnen sind. Diese - trotz Hilfe des Elektronenmikroskops - nur vage und umständliche Einteilungsmöglichkeit läßt den Schluß zu, daß die Unterscheidung der Keimzellen bei ABUL NASR und WENSLER/REMPEL ungenau ist.

### Follikelepithel

Das Anwachsen des Follikelepithels während der Wachstums- und Teilungsphasen der Keimzellen sowie der enge Kontakt seiner Ausläufer mit den Keimzellrosetten deuten auf eine Nährfunktion des Epithels hin. Nach PHILLIPS (1970) und FÜHRER (1974) ist dies eine allgemein anerkannte Aufgabe des Hodenepithels bei Insekten. Sobald ab Ph 8 und 9 und der Puppe das Wachstum und die Teilungsphasen ständig abnehmen, ist das Follikelepithel deutlichen Degenerationsprozessen unterworfen. Man kann annehmen, daß nun die Nährfunktion des Epithels beendet ist. Dies wird verständlich durch die Tatsache, daß bei *Chironomus anthracinus* eine längere Erhaltung der Spermien bis zur Kopula nicht erforderlich ist, da die Spermatogenese erst in der jungen Imago abschließt, das heißt, daß zwischen Reifung und Kopula keine Nahrungszufuhr erfolgen muß.

### Genese

Wie für *Chironomus anthracinus* schon dargestellt, bilden sich bereits in der Ph 6 des L IV-Stadiums Spermatozyten. In Ph 8, 9 und in der Puppe sind im Hoden alle Entwicklungsstadien zu erkennen, wobei sich bis zur Imago ständig der Anteil reifer Spermien erhöht, so daß in der adulten Form neben einigen wenigen Spermatiden ausschließlich Spermien zu finden sind. Sogar die Imago ist in der Lage, noch weiter Spermatiden zu Spermien umzubilden. Nach PHILLIPS (1970) verläuft überhaupt bei den meisten Insekten die goniale und meiotische Teilung in den pupalen oder nymphalen Stadien des Lebenszyklus ab. Ihm zufolge sind bei kurzlebigen Insekten nur Spermien in den imaginalen Hoden vorhanden, bei langlebigen jedoch alle Keimzellstadien. Somit weisen die in den adulten Testes von *Chironomus anthracinus* vorhandenen Spermatiden und Spermien auf eine durchschnittliche Lebensdauer des Insektes hin. Im Gegensatz dazu wird bei *Chironomus plumosus* und *Chironomus dorsalis* die Spermiohistogenese in der Puppe vollendet.

In den Hoden 2-5 Tage alter Imagines von *Chironomus anthracinus* kann man neben den normalen Spermien schon einen großen Prozentsatz an degenerierenden Keimzellen erkennen. Wie oben erwähnt, findet man in den Hoden von *Chironomus plumosus* neben den fertigen Spermien noch zahlreiche Trophozyten. Das könnte dadurch erklärt werden, daß *Chironomus plumosus* in einem Biotop lebt, der eine längere Schwärmzeit gestattet; Trophozyten sind daher für die Erhaltung der Spermien bis zur Kopula notwendig. *Chironomus anthracinus* hingegen ist kälteangepaßt und hat eine entsprechend kurze Schwärmzeit, die eine maximale Ausnutzung der Entwicklungsspanne erfordert. Dies steht im Einklang mit den Anschauungen von VIRKKI (1965), der die Art und Dauer der Spermiogenese von Insekten generell in Abhängigkeit vom Lebenszyklus und Biotop des Tieres sieht.

#### Strukturen der Keimzellen

Die ultrastrukturellen Verhältnisse von *Chironomus anthracinus* ähneln stark denen von *Drosophila melanogaster* (Tates, 1971; STANLEY et al., 1972; TOKUYASU, 1974) und *Plecia nearctica* (Diptera) (TRIMBLE und THOMPSON, 1974); daher sollen sie zum Vergleich herangezogen werden.

#### a) Endoplasmatisches Retikulum

In den Spermatogonien und Spermatozyten von *Drosophila melanogaster* wie auch von *Chironomus anthracinus* ist das Endoplasmatische Retikulum nur wenig entwickelt. Das seltene Vorkommen von Membranen des Endoplasmatischen Retikulums ist auch in den Spermatogonien anderer Arten und Gattungen üblich (NICANDER und PLÖN, 1967; TATES, 1971). Später, beim Übergang von Spermatozyten zu Spermatiden bildet sich ein System des Endoplasmatischen Retikulums in mehrfach paralleler Anordnung um den Kern. Diese als parafusoriales und im apikalen Bereich als astroidales System bezeichnete Anordnung besteht bei *Drosophila melanogaster* nach KAUFMANN und GAY (1969) während

der gesamten meiotischen Teilung. TATES (1971) stellt fest, daß es zwischen den Teilungen verschwindet, sich in der Telo-phase II erneut bildet und anschließend wieder aufgelöst wird. Diese Beobachtungen treffen auch für *Chironomus anthracinus* zu. Jedoch treten bei ihm die parafusorialen Membranen früher als bei *Drosophila melanogaster* auf, und die astroidalen Membranen entstehen erst nach der Meiose. Die unterschiedliche Entstehungszeit und Lebensdauer der Systeme lassen auf verschiedene Syntheseaktivitäten des sonst morphologisch identischen Membransystems schließen. Man kann davon ausgehen, daß bei *Drosophila melanogaster* das parafusoriale und astroidale System bei der I. und II. meiotischen Teilung eine Rolle spielt, bei *Chironomus anthracinus* jedoch nur das parafusoriale System. Das astroidale ist vermutlich aufgrund seiner apikalen Lage und der engen Nachbarschaft von Vesikeln und Vakuolen an der dort im weiteren Entwicklungsverlauf sich bildenden akrosomalen Vakuole beteiligt.

#### b) Golgi-Komplexe

Eine unterschiedliche Entwicklung haben die Golgi-Komplexe beider Arten. Bei *Drosophila melanogaster* liegen sie im Spermatogonium in sehr einfacher Ausführung vor; sie differenzieren sich bei der Weiterentwicklung zu sehr komplizierten Gebilden und nehmen an der Akrosomausgestaltung teil. Nicht alle typischen Strukturen eines Golgi-Komplexes sind über die gesamte Spermiogenese von *Chironomus anthracinus* zu entdecken, dennoch spricht die Zusammenlagerung mehrerer Vakuolen, neben denen sich geringere Abschnitte des Endoplasmatischen Retikulums zeigen können für Golgi-Komplexe, wie sie besonders in der Region der astroidalen Membranen zu finden sind. Stets fehlen jedoch die Sacculi; vielleicht sind diese Strukturen in den Schnitten nicht erfaßt worden.

### c) Abschnürungen

Gleichfalls nur bei *Chironomus anthracinus* zu beobachten sind die an der Zellperipherie liegenden Abschnürungen der Spermatogonien der 2. bis 4. Phase. Sie enthalten sehr heterogene Einlagerungen, bei denen es sich um unterschiedlich weit abgebautes Ausgangsmaterial handeln dürfte.

### d) Spermienkopf

Wie bei den meisten Insekten ist auch der Spermienkopf von *Drosophila melanogaster* und *Chironomus anthracinus* nadel-förmig.

Das Akrosom von *Drosophila melanogaster* überlappt an einer Seite den Kern, das von *Chironomus anthracinus* hingegen sitzt dem Kern sattelförmig auf; ähnlich wird das Akrosom von *Plecia nearctica* beschrieben (TRIMBLE und THOMPSON, 1974).

Die Kopfteile der Spermien von *Drosophila melanogaster*, *Plecia nearctica* und *Chironomus anthracinus* weisen die gleiche gestreckte Gestalt auf, aber die beiden letzteren zeigen entlang ihrer Oberfläche 2 bzw. 2-4 rinnenartige Einbuchtungen (vgl. auch PHILLIPS, 1976 an *Sciara coprophila*). Von den 3 genannten Insekten besitzt nur das frühe Spermium von *Chironomus anthracinus* zentral eine zylinderartige Höhlung, die sich später im reifen Spermium etwas verkürzt (vgl. BACCETTI, 1972).

Bei einer großen Anzahl der Spermien (z.B. Orthoptera, KAYE et McMASTER - KAYE, 1976; Mammalia, KOEHLER, 1970) kann der nukleare Inhalt aus verschiedenen angeordneten fibrösen Strängen bestehen. Im Gegensatz dazu verdichtet sich bei *Chironomus anthracinus* die zunächst netzartige Anordnung des Chromatins im Spermatidenkern immer mehr von außen nach innen, bis schließlich der auskondensierte Endzustand erreicht ist. Derartige Umwandlungen der Chromatinstrukturen während der Spermiogenese werden als Veränderung der Zusammensetzung der basischen Proteinanteile (vgl. BACCETTI und AFZELIUS, 1976; KAYE und McMASTER - KAYE, 1976) gedeutet.

#### e) Zentrioläres Adjunkt

Wie bei vielen anderen Insektenarten (Phillips, 1970; BACCETTI, 1972) bleibt das zentrioläre Adjunkt von *Chironomus anthracinus* auch im reifen Zustand erhalten. Es bildet zu Beginn seiner Entwicklung einen amorphen Annulus um das proximale Zentriol, wächst später zu einem kegelstumpffartigen Gebilde aus und umhüllt so die Initialregion des Axonemas (vgl. PHILLIPS, 1970b; BACCETTI, 1972). Darauf setzt eine für *Chironomus anthracinus* charakteristische Differenzierung ein: Es entstehen peripher am Adjunkt helikale Gebilde, die sich anschließend zu 9 Begleitstrukturen umformen; der Querschnitt dieser Region zeigt also ein 9+2 Tubuli-Muster, umgeben vom amorphen Adjunkt und 9 spiralig aufgewickelten Gebilden. In der Form ähnliche membranöse Begleitstrukturen erscheinen an lateralen Kerninvaginationen des Spermiums von *Sciara coprophila* (vgl. PHILLIPS, 1966) während seiner Auskondensierung. Bei anderen Insekten (*Culex molestus*; BRELAND, 1966 und *Plecia nearctica*; TRIMBLE und THOMPSON, 1974) tritt das zentrioläre Adjunkt, soweit es bis zum reifen Spermium erhalten bleibt, in kräftig ausgeprägter T-träger-ähnlicher oder sichelförmiger Gestalt auf. Beide Autoren nehmen an, daß die Adjunkte mechanische Funktionen (stützend, befestigend) zu erfüllen haben (vgl. BACCETTI, 1972; BACCETTI und AFZELIUS, 1976). Vermutlich erfüllt das Adjunkt von *Chironomus anthracinus* mit seinen 9 Begleitstrukturen, die sich später in der Initialregion des Axonemas fortsetzen, die gleichen Aufgaben.

#### Phylogenetische Aspekte

Das Schwanzstück des *Chironomus anthracinus* Spermiums besteht aus dem üblichen 9+2 Tubuli-Muster, das nach BACCETTI und AFZELIUS (1976) typisch für primitive Insektenarten ist. Höher evoluierte Insekten bilden dagegen nach FRANZÉN (1970) und PHILLIPS (1970a) eher ein 9+9+2 Muster aus. Das einfache 9+2 Tubuli-Muster wird von 2 länglichen Mitochondrien flankiert, die im Inneren keine Crista-Strukturen aufweisen, sondern aus einer amorphen homogenen Innenstruktur bestehen.

TATES (1971) teilt aufgrund deutlich erkennbarer morphologischer Veränderungen die Spermatogenese von *Drosophila melanogaster* in 20 Stadien ein, wobei allein die Spermioghistogenese 11 Stadien umfaßt (siehe STANLEY et al., 1972; vgl. *Locusta migratoria* (Orthoptera), SZÖLLÖSI, 1976).

Die Spermiogenese von *Chironomus anthracinus* läßt sich hingegen höchstens in 6 Stadien einteilen. Die Möglichkeit dazu ergibt sich aus den zeitlich aufeinanderfolgenden Veränderungen der äußeren Gestalt der Spermatide (polygonal, "schwalbenschwanzförmig", rund-oval und spindelförmig), sowie aus der Veränderung des Spermienbaus. Die unterschiedliche Möglichkeit der Stadieneinteilung erklärt sich dadurch, daß bei *Chironomus anthracinus* kein Nebenkern auftritt. Bei *Drosophila melanogaster* dagegen nehmen die charakteristischen Veränderungen des Nebenkerns allein 7 Stadien ein, während die Eigentümlichkeit der Parakristalloidbildung im Nebenkern und der mitochondrialen Derivate weitere 3 Stadien beanspruchen. Diese geringe Einteilungsmöglichkeit in relativ wenige Stadien einerseits und die teilweise recht einfache Morphologie des Spermiums (z.B. primitives Baupattern des Axonemas, Fehlen des Nebenkerns) andererseits könnten als Merkmal für niederorganisierte Spermien gelten. Der nadelförmige Kopf, das kompliziert gebaute Akrosom, das sehr komplexe zentrioläre Adjunkt sowie die länglichen mitochondrialen Derivate deuten jedoch auf eine Höherentwicklung hin, die als Anpassung im Zusammenhang mit dem Erwerb der inneren Befruchtung (vgl. FRANZÉN, 1965; BACCETTI und AFZELIUS, 1976) gesehen werden kann.

Aufgrund der sehr spezialisierten Zellbestandteile kann innerhalb der Samenzellen der Insekten das Spermium von *Chironomus anthracinus* als abgeleitet gelten.

## 5. Literaturverzeichnis

- ABUL NASR, S.E.            Structure and development of the reproductive system of some species of Nematocera (Diptera)  
Phil.Trans.roy.Soc. Lond.B., 234, 339-396 (1950)
- ANDERSON, W.A.            Cytodifferentiation of spermatozoa in *Drosophila melanogaster*: the effect of elevated temperature on spermiogenesis  
Mol. Gen.Genetics, 99, 257-273 (1967)
- ASHHURST, D.E.            An insect desmosome  
J.Cell.Biol., 46, 421-425 (1970)
- BACCETTI, B.              Insect sperm cells  
Adv.Insect Phys., 9, 315-397 (1972)
- BACCETTI, B./  
AFZELIUS, B.A.            The biology of the sperm cell  
S.Karger, Basel-München-Paris-London(1976)
- BACCETTI, B. et al.       Protein of insect sperm mitochondrial crystals  
J.Cell Biol., 73, 594-600 (1977)
- BALBIANI, E.G.            Formation des organes sexuels chez les insectes  
Receuil. zool.suisse, 2, 527-585 (1885)
- BRELAND, O.P. et al.      Certain aspects of the centriole adjunct spermiogenesis and the mature sperm of insects  
Canad.J.Genet.Cytol., 8, 759-773 (1966)
- BÜTSCHLI, O.              Vorläufige Mitteilungen über Bau und Entwicklung der Samenfäden bei Insekten und Crustaceen  
Z.Wiss.Zoologie, 21, 402-526 (1871)
- CHOLODKOWSKY, N.          Über den Bau des Dipterenhodens  
Z.Wiss.Zoologie, 82, 389-407 (1905)
- COOPER, K.W.              Normal spermatogenesis in *Drosophila* in: The biology of *Drosophila* (Demerec, M.Ed.)  
New York, John Wiley and son.,: 1
- DAVID, H.                  Physiologische und pathologische Modifikationen der submikroskopischen Kernstruktur,  
III Nukleolus  
Z.mikr.und anat.Forsch., 71, 551-586 (1964)
- DEMOKIDOFF, K.            Über den Bau des Insektenhodens  
Zool.Anz., 25, 575-578 (1902)
- DUFOUR                    Recherches anatomiques et physiologiques sur les Diptères  
Mémoires présentés par divers savants à l'Académie des Sciences de Paris  
T.XI (1851)

- ENGELMANN, F.                   The physiology of insect reproduction  
Int.series of monographs in pure and  
applied zoology; Pergamon Press, 44(1970)
- FRANZÉN, A.                   On spermiogenesis, morphology of the  
spermatozoon, and biology of fertiliza-  
tion among invertebrates  
Zool.Bidr.Upps., 31,355-482 (1956)
- FRANZÉN, A.                   Phylogenetic aspects of the morphology  
of spermatozoa and spermiogenesis;  
in: BACCETTI Comparative spermatology,  
26-46, Academic Press, New York (1970)
- FRITZ-NIGGLI, H./  
SUDA, T.                   Bildung und Bedeutung der Zentriolen:  
Eine Studie und Neuinterpretation der  
Meiose von Drosophila  
Cytobiologie, 5,12-41 (1972)
- FÜHRER, E.                   Der Einfluß zweier Endoparasiten auf  
die Gonadenentwicklung in den Larven  
von Epiblema ted.Cl.  
Z.Parasitenk., 41,187-206 (1973)
- FÜHRER, E.                   Parasitär bedingte Wachstumshemmung bei  
den Larven von Epinota ted.Cl.  
Z.angew.Entom., 79,163-168 (1975)
- GARDNER, P.J.               Fine structure of the seminiferous  
tubule of the Swiss mouse  
Anat. Rec., 150,391-404 (1964)
- GATENBY, J.B./  
TAHMISIAN, T.N.           Centriole adjunct, centrioles, mitochon-  
dria and ergastoplasm in orthopteran  
spermatogenesis and electron microscopy  
study  
Cellule, 60,103-134 (1959)
- GEIGY, R.                   Action de l'ultra-violet sur le pôle  
germinal dans l'oeuf de Drosophila mel.  
Rev.suisse Zool., 38, 187-255 (1931)
- GEIGY, R./  
ABOIM, A.N.               Gonadenentwicklung bei Drosophila  
Rev.suisse Zool., 51,401-417 (1944)
- GRÜNBERG, K.               Untersuchungen über die Keim- und Nähr-  
zellen in den Hoden und Ovarien der  
Lepidopteren  
Z.wiss.Zool., 74,327-395 (1903)
- HEGETSCHWEILER           Dissertatio inauguralis zootomica de  
insectorum genitalibus

- HUETTNER, A.F. Mat. and fert. in *Drosophila melanogaster*  
J.Morph., 39,249-266 (1924)
- KAUFMANN, B.P./  
GAY, H. Cytological evaluation of differential  
radio sensitivity in spermatogeneous  
cells of *Drosophila*  
in: SOBELS, F.H., edit.: Repair from  
genetic radiation damage  
Pergamon Press (1965)
- KAYE, J.S./  
MCMASTER-KAYE, R. The fine structure and protein compo-  
sition of developing spermatid nuclei  
in: The biology of the male gamete;  
DUCKET, J. et RACEY, P., Acad.Press (1976)
- KELSOE, G.H. et al. The fine structure of spermatogenesis  
in *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) with  
a description of the mature spermatozoon  
Z.Parasitenk., 54, 175-187 (1977)
- KESSEL, R.G./  
PANJE, W.R. Organization and activity in the pre-  
and postovulatory follicle of *Necturus*  
*maculosus*  
J.Cell.Biol., 39, 1-34 (1968)
- KEUCHENIUS, P.E. The structure of the genitals of some  
male Diptera  
Z.wiss.Zool., 105, 501-536 (1913)
- KOEHLER, J.K. A freeze-etching studies on spermatozoa  
with particular references of nuclear  
and post-nuclear cap structures;  
in: BACCETTI Comparative spermatology (1970)
- La VALETTE ST. GEORGE Spermatologische Beiträge  
Arch.f.mikr.Anatomie, 27 (1886)
- LUFT, J.H. Improvements in epoxy resin embedding  
methods  
J.biophys.biochem.Cyt., 9,408-414 (1961)
- METZ, C.W. Observation on spermatology in *Drosophila*  
Z.Zellforsch., 4,1-28 (1927)
- MEYER, F.G. Interzelluläre Brücken (Fusome) im Hoden  
und im Ei-Nährzellverband von *Drosophila*  
*melanogaster*  
Z.Zellforsch., 54,238-251 (1961)
- NAGANO, T. Fine structural relation between the  
Sertoli cell and the differentiating  
spermatid in the human testis  
Z.Zellforsch., 89,39-43 (1968)

- NICANDER, L. An electron-microscopic study of cell contacts in the seminiferous tubules of some mammals  
Z.Zellforsch., 83,375-397 (1967)
- NOVI, A.M. et al. An electron-microscopic study of the development of rat testis in the first 10 postnatal days  
Z.Zellforsch., 86,313-326 (1968)
- NÚÑEZ, J.A. Über den Feinbau des Spermienschwanzes von *Culex pipiens*  
Biol.Zbl., 82,1-7 (1963)
- PHILLIPS, D.M. Fine structure of *Sciara coprophila* sperm  
J.Cell Biol., 30,499-517 (1966)
- PHILLIPS, D.M. Insect sperm: their structure and morphogenesis  
J.Cell Biol., 44, 243-277 (1970b)
- PHILLIPS, D.M. Morphogenesis of the laciniate appendages of lepidopteran spermatozoa  
J.Ultrastr.Res., 34,567-585 (1971)
- PHILLIPS, D.M. Nuclear shaping in the absence of microtubules in scorpion spermatids  
J.Cell Biol., 62,911-917 (1974a)
- REYNOLDS, E.S. The use of lead citrate at high pH as an e.o.o. stain in electron microscopy  
J.Cell Biol., 17,208-213 (1963)
- ROBIN, J. Mémoire sur la production blastoderme chez les Articulés  
J. phys., Brown-Séguard, 5,149-189 (1862)
- ROSARIO, B. An electron-microscopic study of spermatogenesis in cestodes  
J.Ultrastr.Res., 11, 412-427 (1964)
- SACHTLEBEN, H. Über die Entwicklung der Geschlechtsorgane von *Chironomus* mit Berücksichtigung der keimbahnbegleitenden Substanzen  
Diss.Uni. München (1918)
- SCHMIDT, F.C. Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an menschlichen Hoden- und Nebenhoden  
Z.Zellforsch., 63,707-727 (1964)

- SHOUP, J.R. Spermiogenesis in wild type and in male sterility mutant of *Drosophila melanogaster*  
J.Cell.Biol., 32,663-676 (1967)
- SNODGRASS, R.E. Principles of insect morphology,  
Mc Graw, New York (1935)
- STAEHELIN, L.A. Structure and function of intercellular junctions  
Int.Rev.of Cytol., 39,191-278 (1974)
- STANLEY, H.P. et al. Fine structure of normal spermatid differentiation in *Drosophila melanogaster*.  
J.Ultrastr.Res., 41,433-466 (1972)
- SUCKOW Die Geschlechtsorgane der Insekten  
Heusingers Zeitschrift für organische Physik, II (1828)
- SZÖLLÖSI, A. Influence of infra-optimal breeding temperature on spermiogenesis of the locust *Locusta migratoria* (I+II)  
J.Ultrastr.Res., 54,202-223 (1976)
- TAHMISIAN, T.N. et al. The ultrastructure of the plasma membrane at the division furrow of grasshopper germ cells  
Z.Zellforsch., 77,316-324 (1967)
- TATES, A.D. Cytodifferentiation during spermatogenesis in *Drosophila melanogaster*  
Thesis, J.H.Pasmans, 'S-Gravenhage (1971)
- THREADGOLD, B.A. The ultrastructure of the animal cell  
Pergamon Press, Oxford, (1976)
- TICHOMIROV, A. Zur Anatomie des Insektenhodens des Seidenspinners  
Zool.Anzeiger, 1,623-630 (1898)
- TOKUYASU, K.T. Dynamics in spermiogenesis in *Drosophila melanogaster*,  
IV Nuclear transformation  
J.Ultrastr.Res., 48,284-303 (1974b)
- TRIMBLE, J.J./ THOMPSON, S.A. Fine structure of the sperm of the love-bug, *Plecia nearctica* Hardy (Diptera: Bibionidae)  
Int.J.Morph.Embryol., 3,425-432 (1974)
- VIRKKI, N. Insect gametogenesis as a target  
Agr.Sci.Rev. 3, 3,3rd Quarter,24-37 (1965)

- WEBER, H.                   Lehrbuch der Entomologie  
Jena, G. Fischer (1933)
- WEISMANN, A.               Die Entwicklung der Dipteren im Ei  
Z.wiss.Zoologie, 13, 107-158 (1863)
- WEISMANN, A.               Die Entwicklung der Musciden  
Z.wiss.Zoologie, 13, 159-204 (1863)
- WENSLER, J.D./  
REMPER, J.G.               The morphology of the male and female  
reproductive systems of the midge  
*Chironomus plumosus*  
Canad.J.Zool., 40, 199-229 (1962)
- WIGGLESWORTH, V.B.       The principles of insect physiology  
Methuen & Co.Ltd., London (1953)
- WILSON, E.B.               A chromatoid body simulating an  
accessory chromosome in *Pentatoma*  
Biol.Bull., 24, 392-411 (1913)
- WRIGHT, K.A./  
JONES, N.O.               Some techniques for the orientation and  
embedding of nematodes for electron  
microscopy  
Nematologica (Leiden) 11, 125-130 (1965)
- WÜLKER, W.                Untersuchungen über die Intersexualität  
der Chironomiden (Diptera) nach Paramer-  
mis Infektion  
Arch.Hydrobiol., Suppl. 25, 127-181 (1961)
- WÜLKER, W.                Parasite-induced changes of external  
and internal sex characters in insects  
Exp.Parasit., 15, 561-597 (1964)
- WÜLKER, W./  
GÖTZ, P.                 Die Verwendung der Imaginalscheiben zur  
Bestimmung des Entwicklungszustandes  
von *Chironomus*-Larven (Dipteren)  
Z.Morphol.Tiere, 62, 363-388 (1968)
- WÜLKER, W./  
WINTER, G.                Untersuchungen über die Ultrastruktur  
der Gonaden von *Chironomus* (Diptera)  
1. Normalentwicklung der Ovarien im L IV  
Z.Zellforsch., 106, 348-370 (1970)
- WÜLKER, W.                Untersuchungen über die Ultrastruktur  
der Gonaden von *Chironomus* (Diptera)  
2. Ovarstruktur nach Schädigung durch  
parasitäre Mermithiden  
Z.Parasitenk., 36, 73-94 (1971)
- WÜLKER, W.                Parasite-induced castration of inter-  
sexuality in insects  
in: Reinboth, R. edit.: Intersexuality in  
the animal kingdom, Springer-Verlag 1975

UNTERSUCHUNGEN ZUR ULTRASTRUKTUR DER GONADEN  
VON CHIRONOMUS ANTHRACINUS (DIPTERA)

Hodenstruktur nach Schädigung durch  
parasitäre Nematoden (MERMITHIDAE)

## Zusammenfassung

Die von Nematoden (*Gastromermis rosea*: Mermithidae) infizierten Chironomiden (*Chironomus anthracinus*: Diptera) zeigen eine völlige oder partielle Wachstums- und Teilungshemmung des Hodens, des Follikelepithels und der Keimzellen.

Das Epithel ist dünner als normal, seine Ausläufer sind weniger deutlich ausgebildet; die Berührungsstellen werden zahlen- und flächenmäßig stark reduziert. Ab einem gewissen Zerstörungsgrad der Zellbestandteile des Follikelepithels muß man die Schädigung als irreversibel ansehen. Daß die Keimzellen sehr früh in ihrer Ausdifferenzierung und Teilungsfähigkeit behindert sind oder nur noch rudimentär vorliegen, kann eine Folge der Mangelversorgung durch das geschädigte Follikelepithel sein. Wo Differenzierung und Teilung noch eintreten, verlaufen sie zeitlich verzögert. Oft können nicht alle für ein bestimmtes Stadium notwendigen Differenzierungsprozesse vollzogen werden. Nur beim zentriolären Adjunkt scheinen gelegentlich Aberrationen aufzutreten: Es verklumpt zu einem Annulus, die 9 sich anschließenden Begleitstrukturen zerbrechen. Die wenigen dennoch entstandenen Spermien erzielen wegen ihrer geringen Anzahl keine Befruchtung mehr. Morphologisch sind die degenerativen Erscheinungen vergleichbar mit jenen, die durch UV-Bestrahlung, Alter, Kälte- und Wärmeschocks an Keimzellen induziert werden. Es erfolgt eine Erörterung wahrscheinlicher Schädigungsmechanismen.

## Summary

Chironomides infected by Nematodes (*Gastromermis rosea*: Mermithidae) show completely or partially inhibited growth of the testes, the follicle epithelium and the germ cells.

The follicle epithelium is thinner than normal, its appendices are less developed; there are less and smaller places of contact with the germ cells. Beyond a certain degree of follicle epithelium destruction the damage appears irreversible. The poor nutritive supply of the germ cells by the damaged follicle epithelium may cause the partial or complete lack of cell differentiation and mitotic activity. Where these are still found they appear delayed; often not even all the necessary processes of differentiation of one particular stage can be accomplished. Aberrations seem to appear from time to time at the centriol adjunct: it forms a condensed annulus, the following 9 accessory structures break up. The small number of developed sperms is not sufficient for fertilization.

The degenerative symptoms are morphologically similar to those induced by UV-irradiation, senescence and shocks of high or low temperature. The thesis will conclude with a discussion of the damaging mechanism.

## 1. Einleitung

Das Problem der durch Parasiten induzierten Schäden bei Insekten beschäftigte die Wissenschaft schon seit dem letzten Jahrhundert (zusammenfassende Darstellung in STEINHAUS, 1963).

Neben Crustaceaen, Arachniden und Mollusken werden vor allem Insekten von Nematoden befallen (vgl. Nematodes: CROFTON, 1966). Bei letzteren erkennt man eine Reihe abnormer, pathophysiologischer Auswirkungen im Wirt, die sich aus den Interaktionen der Partner ergeben.

Wenn sie nicht letal wirken, so können sie doch zu morphologischen und physiologischen Organ-Veränderungen führen (vgl. z.B. Inkretsystem: PANOV, 1972; DAVEY AND HOMINICK, 1973; Hämolymphe: GORDON AND WEBSTER, 1971; Fettkörper: PRICE, 1973).

Besonderes Interesse galt dem Einfluß des Parasiten auf das Geschlecht des Wirtes (Zusammenfassungen: WÜLKER, 1961; 1964; 1975), da die aus der Parasitierung resultierende Infertilität für die Praxis die Möglichkeit der Biokontrolle der Wirtsinsekten schaffen könnte.

Experimentell besteht für den entomophagen Nematoden (*Gastromermis rosea*) keine deutliche Artspezifität; *Chironomus anthracinus* wird im natürlichen Biotop jedoch ausschließlich von diesem Parasiten befallen (vgl. WÜLKER, 1961). In der Regel handelt es sich um 1-4 Individuen; es wurden jedoch schon bis zu 10 Tiere in einem Wirt entdeckt (WÜLKER, 1964). Entweder macht dieser den Parasiten durch Einkapselung (vgl. GÖTZ, 1969; 1974) unschädlich, oder beide gehen eine enge Wechselbeziehung ein. Der heranwachsende Wurm befindet sich zunächst im Abdomen des Wirtes; mit einer Länge von ~2,5 cm und einer Breite von ~0,25 mm erstreckt er sich später über die gesamte Leibeshöhle des Chironomiden.

Die Primärwirkung dieser Wechselbeziehung zeigt sich nach WÜLKER und Mitarbeitern an Fettkörper, Hämolymphe und Inkretsystem des Wirtes. Ferner werden die äußeren Organe mit geschlechtsspezifischer Ausprägung (Fühler, Vorderbeine etc.)

und die im Körperinneren liegenden primären (Ovar und Hoden) und sekundären (Receptacula seminis etc.) Geschlechtsorgane beeinflusst.

Die durch Parasitenbefall bedingte Infertilität weiblicher Chironomiden hat WÜLKER (1971) an *Chironomus anthracinus* eingehend untersucht. Der Parasit verhindert die Buchtenbildung des Follikelepithels, die für die Ovariolen-Entstehung grundlegend ist; alle nachfolgenden Vorgänge einer normalen Ovar-Entwicklung entfallen. Nach WÜLKER (1961) wird der Hoden des parasitierten Tieres im Vergleich zum Ovar weniger stark geschädigt, da im adulten Hoden noch fertige Spermien auftreten.

Die vorliegenden elektronenmikroskopischen Untersuchungen am parasitär geschädigten Hoden von *Chironomus anthracinus* sollen einen weiteren Beitrag zur Klärung des parasitären Schädigungsmechanismus bringen. Es wird gezeigt, wie sich in den verschiedenen Entwicklungsstadien der geschädigte Hoden morphologisch vom ungeschädigten unterscheidet (siehe auch die lichtmikroskopischen Hodenzeichnungen in WÜLKER, 1961).

Im normalen Hoden können auch degenerative Veränderungen auftreten, deren Ursachen bisher nicht erkannt worden sind oder als altersbedingt gelten (JONES, 1976). Noxen, wie z.B. UV-Bestrahlung oder Temperaturschocks, erzeugen Schädigungen der Keimzellen (Spermien von *Drosophila melanogaster*: SHOUP, 1967; Keimzellen von *Locusta migratoria*: SZÖLLÖSI, 1976). Inwieweit eine Parallelität im Erscheinungsbild der unterschiedlich hervorgerufenen Degenerationen besteht, wird diskutiert. Abschließend werden mögliche Schädigungsmechanismen erörtert.

## 2. Material und Methoden

Material und Methoden (siehe ELSENHANS, 1978)

## 3. Ergebnisse

### 3.1 Allgemeine Angaben

Bereits in den frühen Phasen (Ph 4) des 4. Larvenstadiums (L IV) wird das Längen- und Breitenwachstum des Hodens von *Chironomus anthracinus* beeinflusst. In den meisten Fällen sind die Hoden durchschnittlich auf etwa die Hälfte der zu erreichenden Endgröße des Normalvolumens verkleinert; dies entspricht ungefähr den Ph 3-4 des L IV im normalen Hodenwachstum (vgl. WÜLKER, 1961; 1971). Bei zirka 40% der von mir untersuchten imaginalen Tiere läßt sich überhaupt kein Hoden mehr feststellen. Das wird durch die Auswertung zusätzlicher histologischer Schnittserien bestätigt. Auch die Intensität der Hodenfärbung erscheint abgeschwächt, wenn das Tier parasitär befallen ist (siehe FÜHRER, 1973). Die länglich ovale Form des Hodens bleibt ohne die sonst für die Ph 5-6 üblicherweise erfolgenden Gestaltsveränderungen bis in die Imago hinein erhalten. Die zunächst glatte Oberfläche legt sich in Falten und gibt dem Hoden das Aussehen eines zottigen Säckchens (ähnlich beim Ovar: WÜLKER und WINTER, 1971). Im Normalfall erfolgt eine Streckung des Hodens ins 7.-8. Segment, im parasitierten Tier unterbleibt sie.

### 3.2. Follikelepithel

#### 3.2.1 Frühe Phasen

Das normale Follikelepithel wächst trotz gleichzeitiger Vakuolisierung und Phagozytierung einzelner Zellen bis zur Ph 6 stark. Die bis Ph 3 eintretenden Degenerationerscheinungen am Epithel parasitierter bzw. parasitenfreier Individuen sind nicht zu unterscheiden. Erste Anzeichen parasiti-

tären Einflusses erkennt man von Ph 3 des L IV an: Abweichend vom Normalfall reduziert sich das Epithel zu einem schmalen Streifen (ca.  $0,9 \mu\text{m}$ ), oder es verschwindet bis auf die Basallamina (Abb. 1a). Diese kann sich an manchen Stellen bis auf das Dreifache verdicken und gelegentlich knospenartige Auswüchse ins Follikelepithel ausbilden (Abb. 1b). Dort, wo das Epithel sich nahezu völlig vermindert, begrenzt die Basallamina allein den Hoden. Sie ist im parasitierten Tier verdichtet. Die Anzahl und die Größe der Ausläufer, die das Epithel in die nun meist degenerierten Rosetten einlagert, hat sich so verkleinert, daß sie oftmals nur noch in Ansätzen ausgebildet sind oder höchstens  $1/4$  der Normalgröße aufweisen. Neben den rudimentären Ausläufern des Follikelepithels kann man geringfügige Ausbuchtungen und Abschnürungen von membranösem bzw. zytoplasmatischem Material ins Hodeninnere beobachten (Abb. 2). Wie im parasitierten Ovar (WÜLKER, 1971) entfallen in den frühen Phasen die starken Auflockerungen im Material des Follikelepithels. Sie treten im Normalfall sowohl durch Zellvermehrung als auch durch Lysis ein. Die Kerne des Epithels sind weiterhin oft länglich und können sich in ihrer Größe und Innenstruktur unterscheiden. Manche Kerne haben in der Mitte grobkörniges, stark kondensiertes Chromatin angehäuft. Die Kernmatrix erscheint weniger dicht; des öfteren fehlen Nukleoli. Andere Kerne zeigen schon in den frühen Phasen unterschiedliche Grade der Auflösung (Verklumpung, Vakuolisierung, Lysierung) und sind von sehr bizarrer Gestalt (Abb. 3a, b). Bei spärlicher Ausdehnung des Epithels beobachtet man natürlich nur eine geringe Zahl von Zellbestandteilen (Endoplasmatisches Retikulum, Ribosomen, Mitochondrien und Bakterioide). Das Endoplasmatische Retikulum des Follikelepithels findet sich weiterhin in zirkulären und parallelen Schichten vor, der Gehalt an Ribosomen scheint abzunehmen. Die Mitochondrien sind zwischen Ph 3 und 5 oft zahlreich vorhanden und besitzen gut entwickelte Crista-Strukturen. Sie unterscheiden sich nicht von denen der Mitochondrien aus der Normalphase des Epithels (Abb. 4). Bei zunehmenden

der Vakuolisierung des Follikelepithels lagern sich Mitochondrien oder Bakterioide meist gruppenweise in Vakuolen des Plasmas zusammen (Abb. 5). Später nimmt das Volumen der Mitochondrien zu, und die bisher parallele Anordnung der Cristae löst sich auf; ihre Zwischenräume vergrößern sich (Abb. 6).

### 3.2.2 Späte Phasen

Die degenerativen Prozesse im Epithel prägen sich ab Ph 5 noch stärker aus: In von Membranen umgebenen autophagozytären Bezirken löst sich ein großer Teil des zytoplasmatischen Materials allmählich auf (Abb. 7a). Man beobachtet eine variierende Anzahl von Zellfragmenten (Endoplasmatisches Retikulum, Mitochondrien und Bakterioide). Soweit noch Mitochondrien vorhanden sind, verkleinern sich ihre parallelen Membranfalten zu einer Längsfaltung (Abb. 8). Die Mitochondrien ähneln immer mehr denen des parasitenfreien Tieres der Ph 7-8. Bei fortschreitender Lysis erscheinen im Epithel große, von Membranen umgebene Bezirke mit vesiko-tubulären Elementen. In ihnen finden sich zusätzlich mehrere verklump- te Areale (Abb. 7b). Schließlich sind die autophagozytären Bezirke elektronenoptisch leer, fusionieren und führen damit zu einer geringen Auflockerung des Follikelepithels (Abb. 9).

In den nachfolgenden Phasen zeigt das Epithel des geschädigten Insektes weiterhin starke Zerfallserscheinungen. Abgesehen von wenigen Plasmaresten mit nur noch vereinzelt Kernen findet man im Epithel jetzt vermehrt kleinere myelin- artige oder tubulöse Gebilde (Abb. 10a,b) letztlich verschwindet das Epithel bis auf die Basallamina. An ihr sammeln sich außer den Resten des Follikelepithels auch noch Trümmer der Zellbrücken von Keimzellen und Bestandteile der Geschlechtszellen an. In diesen Rudimenten zeigen nur die parasitierten Tiere vereinzelt Tracheenäste (vgl. WÜLKER, 1971) (Abb. 11).

Im parasitenfreien Individuum sind die Keimzellen eng mit dem Follikelepithel verbunden: Vor allem ihre zentripetalen Fort-

sätze "verzahnen" sich mit den Ausläufern des Epithels. Aufgrund seiner oben beschriebenen Wachstumshemmung, der nur rudimentären Bildung der Ausläufer und der schwachen Kontakte des Epithels mit den plasmatischen Fortsätzen der Keimzellen (vgl. Abb. 2) ist anzunehmen, daß das geschädigte Epithel nicht mehr in der Lage ist, ausreichend die Keimzellen zu ernähren: Vermehrung und Wachstum der Keimzellen sind eingeschränkt. Ab Ph 8 beginnt im Follikelepithel des nicht parasitierten Insekts die Atresie. Morphologisch gesehen bestehen keine Unterschiede zwischen der Involution des Epithels eines Normaltieres und den degenerativen, später nekrotischen Prozessen des parasitierten Tieres. Der Unterschied zwischen befallenem und nicht befallenem Insekt liegt im Zeitpunkt des Übergangs der degenerativen Prozesse in den irreversiblen Zustand der Nekrose. Bei befallenen Chironomiden setzt dieser Übergang bereits in Ph 3 ein. Zu der zeitlichen Verlagerung der Nekrose des Epithels kommt die quantitative Zunahme der lytischen Merkmale. Das normal entwickelte Epithel weist bis einschließlich Ph 7 Wachstum auf und involuiert von da an. Das Epithel des parasitierten Exemplars ist schon zu Beginn des L IV in seinem Wachstum gestört und besitzt gehäuft Merkmale lytischer Abläufe, was vermutlich der abnormen Situation der Parasitierung zuzuschreiben ist.

### 3.3.1 Keimzellen und Rosettenbildung

Die normale Spermatogenese von *Chironomus anthracinus* ist dadurch gekennzeichnet, daß die Keimzellen relativ lange über Zellbrücken miteinander verbunden bleiben und so das von verschiedenen Spermiogenesen her bekannte Rosettenstadium aufweisen (vgl. Cestodes: ROSARIO, 1964; KELSOE, 1977).

Auch die von Parasiten befallenen Exemplare besitzen solche Rosetten, deren Anzahl auf 5-6 gegenüber der Normalzahl von ca. 15-45 vermindert ist. Der Rosettenquerschnitt enthält im parasitierten Tier nur noch ca. 3-10 Spermatogonien gegenüber 12-24 beim normalen. Die Abbildungen zeigen oft nur Rudimente

von Rosetten, da sehr viele der sich bildenden Keimzellen degenerieren und das Material der Zellbrücken einer starken Vakuolisierung unterworfen ist (Abb. 2).

### 3.3.2 Struktur und Entwicklung der Keimzellen

Während sich normalerweise in den frühen Phasen Zahl und Volumen der Geschlechtszellen vermehren, unterbleibt dieser Vorgang weitgehend im Hoden parasitierter Tiere. Betrachtet man die gesamten Spermatogonien-/Spermatozytenentwicklung des parasitierten *Chironomus anthracinus*, so lassen sich neben vermutlich wohl ausgebildeten Spermatogonien und Spermatozyten alle degenerativen Übergänge bis hin zu nekrotischen Zellen erkennen (z.B. Abb. 12a-c). Diese Variationen schließen zugleich starke Schwankungen in Größe und Gestalt sowie eine zeitlich unterschiedliche Differenzierung der Keimzellen ein.

Von Beginn des L IV unterliegen die Zellbrücken der in Rosetten zusammengefaßten Spermatogonien bzw. Spermatozyten erheblichen Vakuolisierungs- und Lysierungsprozessen. Sie zeigen verklumpte Areale und verlieren ständig an Substanz; meist treten sie nur noch in kleinen unzusammenhängenden Plasmaportionen auf. Die im Normalfall in Ph 4 übliche Auflösung der Zellbrücken findet im parasitierten Tier, soweit noch Rosetten vorhanden sind, erst in Ph 6 statt. Dies weist auf eine Störung und Verkürzung jenes Phasenmusters hin, in das sonst das normale Wachstum der Entwicklungsstadien eingeteilt wird. Am Übergang der Spermatogonien und Spermatozyten zum zentripetalen Material treten wie beim unbehinderten Differenzierungsprozess der Keimzellen Fusome auf.

Neben Nuklei, die denen des Normaltieres der gleichen Phase entsprechen, finden sich auch Kerne und Kernfragmente, die alle Übergänge der Kerninaktivierung bis hin zur Pyknose und anschließenden Lysis zeigen (vgl. BERTOLINI, 1972) (Abb. 12a-c). Als charakteristisch für die zunehmende Kerninaktivierung erweist sich das Fehlen der Nukleoli (TOBEY et al., 1969).

Bei den Kernen der Keimzellen lassen sich

zunächst unterschiedliche Verklumpungen ihres Chromatingehaltes beobachten. Man erkennt runde, pralle, elektronenlichte Kerne, die nur von einem schmalen Zytoplasmasaum umgeben sind. Andere erscheinen eher polygonal und werden von einem breiten Rand umfaßt. Ein Teil der Nuklei besitzt Vakuolen verschiedener Anzahl, in denen sich noch lamelläre Reste befinden können; manche zeigen marginale Kondensation. Für das Stadium des Kern- bzw. Zellzerfalls ist weiterhin typisch, daß sich das Chromatin vom Zytoplasma ablöst, zur Mitte hin stark ballt und das Zellplasma in fast konzentrischen Kreisen um den Kern angeordnet ist (Abb. 12a-c).

Wie oben erwähnt, vermindert sich das Zytoplasma in den Keimzellen parasitierter Tiere. Chromatoidkörper mit vermindertem Volumen lassen sich noch vereinzelt im Plasma auffinden. Das Endoplasmatische Retikulum liegt nur in kurzen, parallelen Abschnitten vor; Ribosomen sind meist frei im Plasma vorhanden. Beim beschädigten Tier der Ph 2-3 bleiben die üblichen Areale frei von Mikrofilamenten in paralleler bzw. wirbelartigen Anordnungen. Im Plasma degenerierter Spermatogonien und Spermatozyten findet eine fortschreitende Vakuolisierung statt; die Vakuolen verschmelzen zu größeren Bezirken, brechen auf und führen zu weiterer Plasmaminderung.

Verglichen mit der Normalsituation setzt die Differenzierung zur Spermatozyte wie zur Spermatide mit einer Phasenverzögerung ein: Statt in Ph 4-5 bzw. 8-9, gehen die Spermatogonien jetzt erst in Ph 6-7 ins Spermatozytenstadium über. Das Spermatidstadium wird in Ph 9 oder sogar erst in der Puppe erreicht. Die relativ wenigen Spermatozyten sind nur in der runden oder ovoiden Form beobachtet worden, die sonst länglich-ovoide und polygonale Ausprägung fehlt. Wegen der Unterdrückung und Auflösung der Zellbrücken treten die Spermatogonien und Spermatozyten meist vereinzelt im Hodeninneren auf (Abb. 13).

Die schon im Spermatogonium und in der Spermatozyte zu beobachtenden Abläufe der Degeneration setzen sich weiter fort,

so daß die Zahl der Spermatiden, die in eine weitere Zellteilung eintreten, nochmals erheblich verringert wird.

In den frühen Stadien der Spermatide vermißt man die sonst übliche Gestaltsveränderung. Sie entfällt bei der Parasitierung. Bei parasitierten Tieren erscheinen manchmal die Kerne der wenigen Spermatiden (ca. 10 pro Hodenlängsschnitt der Ph 9) (Abb. 14) kreisrund. In der elektronenlichten Kernmatrix sind irreguläre Chromatinverklumpungen enthalten. Neben diesen im weiteren Entwicklungsverlauf vermutlich degenerierenden Keimzellen finden sich andere von nicht ganz vollrunder Gestalt, die wohl die Differenzierung zum Spermium vollziehen. In den Kernen liegt das Chromatin wie im Normalfall in großen, dunklen Flocken über das Karyoplasma verstreut und wird zunehmend homogener. Die eher eiförmigen Kerne sind reichlich von Plasma umgeben, in dem sich vor allem Ribosomen, Vakuolen, Mitochondrien etc. erkennen lassen (Abb. 15). Anschließend verringert sich das Zellplasma der Keimzellen geschädigter wie nicht geschädigter Chironomiden durch lytische Abläufe. Merkmale der Minderung sind die zahlreichen Vakuolen, die multivesikulären Körperchen und die in Auflösung begriffenen großen Plasmabereiche.

Parafusoriale Membranen umgeben wie im Normalfall den Kern, sie buchten sich an einer Stelle aus und umfassen damit zusätzliches Material (Abb. 16). In der normalen Genese der Keimzellen beginnt an dieser Stelle die Bildung des späteren Akrosoms. Die mächtige Ausbildung des anastomosalen Systems bleibt bei Parasitenbefall weitgehend aus. Stattdessen entstehen in dieser Region relativ früh, d.h. schon im Stadium des rundlichen Spermatidenkerns die akrosomale Vakuole (Abb. 15). Bis zur Eiform dieses Nukleus vergrößert sich die Vakuole und wird elektronendichter. Gegenüber der akrosomalen Vakuole taucht im Bereich des späteren Axonemas eine Anhäufung von 10-20 (Normalfall 15-30) Mitochondrien auf. Sie besitzen immer noch deutlich ausgeprägte Cristae. Bei der Streckung von der Ei- zur Spindelform der Spermatide gehen die Mitochondrien

verloren, während sich das Axonema und das zentrioläre Adjunkt ausbilden. Beim normalen wie beim befallenen Tier verlaufen in der spindelförmigen Spermatide mikrotubuläre Filamente parallel zur Kernachse bis ins Axonema hinein (Abb. 17). Das amorphe Adjunkt entwickelt sich zunächst wie im Normalfall um den hinteren Teil der Zentriole. Das Adjunkt der spindelförmigen Spermatide bildet oft keine helikalen Strukturen aus; das Material ist unregelmäßig verdichtet, später bleibt im reifen Spermium ein verklumpter Annulus zurück (Abb. 18). Die sonst anschließenden 9 Begleitstrukturen brechen auf und verschieben sich gegeneinander (Abb. 19a, b).

Parallel zur fortschreitenden Auflösung der Keimzellen erhöht sich die Zahl der phagozytären Bezirke im Hoden. In ihnen befinden sich heterogene Zellrückstände, die von Ausläufern des Follikelepithels und von degenerierten Keimzellen früherer Phasen herkommen. Sie verändern sich zu myelinartigen Strukturen und elektronendichten Anhäufungen. Am deutlichsten kann man in diesen Arealen noch Spermien sehen, deren Lysis begonnen hat (Abb. 20).

Die Weiterentwicklung der Spermatide zum speerförmigen Spermium tritt bei weniger geschädigtem Hoden in Ph 9, spätestens in der Puppe ein. Es ist für die parasitäre Schädigung typisch, daß sich vereinzelt Spermatogonien oder Spermatozyten bis zur Imago erhalten (Abb. 21). Beim Übergang der Spermatide zum Spermium beobachtet man länger eine irregulär verdichtete Kernmatrix (Abb. 22); die für den Normalzustand übliche kontinuierliche Auskondensierung verläuft insgesamt langsamer. Die lateralen Einbuchtungen entlang des Nukleus bestehen ebenso weiter wie die zur Längsachse verlaufenden Mikrotubuli. Sehr viele der sich entwickelnden Keimzellen weisen Membrandefekte auf. Vor allem am kaudalen Komplex bilden sich Membranausbuchtungen (Abb. 19a). Aberrationen wie das Auftreten von Torsionen am oberen Teil des Axonemas, die Krümmung von Kopf zu Schwanz (Abb. 18) sowie die Verdopplung des Axonemas (Abb. 23) sind charakteristisch für die Spermien im Hoden

befallener wie nicht befallener Tiere.

Voll entwickelte Keimzellen finden sich in den Vesiculae seminales parasitierter und nicht parasitierter Individuen. Im geschädigten Tier lassen sich an diesen Spermien vermehrt laterale Ausbuchtungen am Axonema zeigen. Die Außenmembranen sind brüchig und rollen sich auf.

Letztlich haben die vielfältigen degenerativen Erscheinungen der Keimzellen in den verschiedenen Stadien parasitierter Tiere zur Folge, daß nur ein Bruchteil (ca. 500 pro Längsschnitt) der im Normalfall entwickelten Spermien zur Ausbildung kommt.

#### 4. Diskussion

##### 4.1 Allgemeine Angaben

Parasitierung bei männlichen Chironomiden bedeutet offenbar Hemmung bestimmter Entwicklungsvorgänge, die im Falle geschlechtsspezifischer äußerer Organe als "Umwandlung" insofern in Erscheinung treten, als die Ausdifferenzierung nicht zum männlichen sondern zum weiblichen Organ eintritt (Fühler, Vorderbeine). Dies spricht für eine bisexuelle Potenz. Dagegen ist der Hoden irreversibel determiniert und daher so ausgeprägt, daß er "nur" in seinem spezifischen stoffwechselphysiologischen Ansprüchen geschädigt wird, d.h. er wird im allgemeinen als Hoden ausgebildet, aber in seiner vollen Entwicklung gehemmt: Er verkümmert (Intersexualität bei Mosquitos: ANDERSON, 1967).

Die Morphologie des Hodens parasitär geschädigter Tiere zeigt starke Variationen von Exemplar zu Exemplar (siehe GÖTZ, 1964). Der adulte Hoden eines stark geschädigten Tieres erreicht in der Breite nur noch ca. 25%, in der Länge ca. 50% der normalen Ausdehnung. Der beim Normaltier pralle Hoden nimmt im Falle der Schädigung das Aussehen eines zottigen Säckchens an und wird offenbar ausschließlich von der Basallamina des nahezu vollständig reduzierten Follikelepithel zusammengehalten.

Im gesamten Hoden lassen sich mehrere autophagozytäre Bezirke erkennen, in denen sich unterschiedliche Zellfragmente angesammelt haben; darunter finden sich verschieden stark angegriffene oder vereinzelt sogar normal erscheinende Keimzellen.

Aufgrund der Analyse der Ultrastruktur des Hodens im normalen Männchen von *Chironomus anthracinus* (ELSENHANS, 1978) kann man dem Follikelepithel eine Nährfunktion zusprechen, die sonst von Trophozyten oder anderen speziellen Nährzellen (siehe *Drosophila melanogaster*, Diptera: TATES, 1971; *Bombix mori*, Lepidoptera: YASUZUMI, 1965) übernommen wird. Das vermutlich durch parasitäre Nahrungskonkurrenz reduzierter Epithel (vgl. FÜHRER, 1973; WEBSTER et al., 1972) kann daher seiner Nahrungsfunktion nicht mehr nachkommen; dadurch ist der normale Ablauf

der Spermiogenese nicht länger garantiert: Der Reifungsprozess wird gestört und die Teilungsrate der Keimzellen stark herabgesetzt.

#### 4.2.1 Basallamina

Von Beginn des L IV an erkennt man eine zunehmende Verdickung der Basallamina des Hodens, die bis zur Ph 7 tw. das Dreifache gegenüber der Lamina des normalen Individuums erreichen kann und dann wieder zurückgeht. Die gleiche Erscheinung ist am Ovar parasitierter Tiere (vgl. WÜLKER, 1970), aber auch bei normalen Alterungsvorgängen (z.B. Aorta: HAUSS, 1972) verfolgbar.

Bei dieser Verdickung wirkt die Basallamina immer als Filter (vgl. WESSING, 1966; OSCHMAN et al., 1974), jedoch lassen sich verschiedene Ursachen und Folgen denken.

Verdichten sich die Fibrillen der Basallamina wie im vorliegenden Fall, so bedeutet dies eine verlängerte und schwieriger für die Stoffwechselprodukte zu durchdringende Strecke. Dabei profitiert möglicherweise der um Nahrung konkurrierende Parasit: Sein Einfluß verzögert oder verhindert vermutlich den Zellmetabolismus an der Basallamina. Daraus resultiert eine Unterversorgung des Hodens, und dieser ist in seiner Weiterdifferenzierung gehemmt. Der Parasit bediente sich dann der Stoffwechselprodukte, die nicht mehr in den Hoden gelangen. Die Vergrößerung und Blockierung der Transitstrecke könnte andererseits eine Reaktion des Wirtes sein, mit der er dem Zerstörungsprozess durch den Parasit entgegenzuwirken versucht, indem er verhindert, daß weitere Aufbaustoffe aus dem Hodeninneren abgezogen werden. Die verdickte und verdichtete Basallamina wäre dann als Schutz des Hodens zu verstehen.

#### 4.2.2 Keimzellen

##### 4.2.2.1 Morphologie

Das polymorphe Bild von Zelle und Zellkern der Spermatogonien und Spermatozyten deutet ebenso auf einen bereits verminderten

Stoffwechsel hin. Die zunehmende Auflockerung und Auflösung des Kerns, das spärliche Endoplasmatische Retikulum, das Fehlen der fibrillären Komplexe und die verminderte Zahl der Mitochondrien lassen auf eine schwere Störung des Zellmetabolismus schließen. Diese Vorgänge werden unterstützt durch die vermehrte Vakuolenbildung, die auf eine katabole Stoffwechselsituation der Spermatogonien und Spermatozyten hinweist. Legt man den Zellbrücken - ähnlich wie bei den Zysten der Keimzellen von *Drosophila melanogaster* (vgl. TATES, 1971) - die Funktion der Steuerung, Synchronisierung der Mitoseaktivität und Anordnung der Zellen im Hoden zugrunde, so kann man bei dem vorliegenden degenerativen Zustand auf eine erhebliche Einschränkung ihrer Leistungsfähigkeit schließen. Diese Funktionsminderung führt zu einer stark reduzierten Mitoseaktivität der Keimzellen (vgl. Epiblema tedella Cl., Lepidoptera: FÜHRER, 1973). Ein weiterer Hinweis auf den abnormen Zustand des Hodens stellen die zahlreichen Lipid- und Glykogeneinlagerungen im Hodeninneren wie im Epithel dar. Derartige Einlagerungen können durch die Degeneration intrazellulärer Organellen (siehe LINDNER, 1973; SILBERBERG und LESKER, 1973) entstehen. Trotzdem beobachtet man noch normal erscheinende Spermatogonien, aber es liegen auch alle Übergangsstadien degenerierender Keimzellen bis hin zur Nekrose vor. Die verbliebenen, ungeschädigten Keimzellen können immer weniger den Ausfall der pyknotischen Zellen kompensieren.

Die einzige am Spermium von *Chironomus anthracinus* gelegentlich feststellbare parasitär bedingte Aberration scheint die Veränderung am zentriolären Adjunkt und seinen 9 Begleitstrukturen zu sein. Schon in der Spermatide werden einige der peripheren helikalen Strukturen des Adjunkts nicht mehr normal ausgebildet; sie liegen z.T. deswegen nur noch in Bruchstücken und gegeneinander verschoben vor, während der Annulus verklumpt. Dieser Vorgang ließe sich aber auch als Degenerationerscheinung deuten. Bei den degenerativen Vorgängen des alternden Insekts tritt eine Funktionsschwächung des lebenden Systems ein, indem ein hochgeordneter in einen

weniger geordneten Zustand der Zelle überführt wird, der nicht mehr umkehrbar ist und zur Nekrose führt. Es liegt nahe den Einfluß des Parasiten ähnlich zu verstehen: Wie oben dargestellt, wird das Adjunkt mit seinen Begleitstrukturen nicht mehr ausgebildet, d.h., diese Zellbestandteile befinden sich in einem weniger geordneten Zustand. Da gerade sie geschädigt sind, muß man annehmen, daß zu ihrer Ausbildung und Erhaltung eine besonders aufwendige Syntheseleistung zu erbringen ist, zu der das vom Parasiten geschwächte Tier nicht mehr in der Lage ist.

Diese Entwicklungen dürften in keinem Fall zur Fertilität des Insektes führen, denn sollten noch ungeschädigte Spermien vorhanden sein, so würde ihre geringe Anzahl doch nicht zur Befruchtung ausreichen (vgl. BACCETTI, 1976).

Eine eindeutige Klärung, ob funktionstüchtige Spermien zurückgeblieben sind, ließe sich nur auf dem Wege einer künstlichen Insemination erzielen, die von FISCHER (1969) an *Chironomus nuditarsis* Str., Diptera und von VILLAVASO (1974) an *Anthonomus grandis*, Curculionidae erarbeitet worden ist.

#### 4.2.2.2 Genese

Neben den Vorgängen der Degeneration beim parasitierten Individuum ist vor allem der irreguläre Differenzierungsverlauf während der gesamten Spermiogenese für die Parasitierung typisch. Die Zellen treten später in eine bestimmte Entwicklungsphase ein und können nicht alle die für ein spezifisches Stadium notwendigen Differenzierungsprozesse vollziehen. Jeweils mit dem Erreichen eines neuen Entwicklungsstadiums wird die Wahrscheinlichkeit, in das nächste eintreten zu können, gegen Ende der Genese geringer. Immer weniger Zellen sind zur Realisierung des Entwicklungsprogramms fähig bzw. übrig.

Die morphologische Veränderung der Keimzellen beim geschädigten Insekt wird wahrscheinlich verstärkt durch die auch im Normaltier zerstörend auf die Keimzellen einwirkenden Alterungsprozesse. Das Ausmaß des Zerfalls im adulten normalen Hoden (2-5 Tage) ist jener Zerstörung vergleichbar, die sich schon am ersten Tag im Hoden parasitierter Imagines zeigt.

#### 4.3.1 Vergleich mit dem Ovar des parasitierten *Chironomus anthracinus*

Als entscheidende Folge der Parasitenschädigung im Ovar ist die verhinderte Buchtenbildung des Epithels in Ph 3-4 des L IV zu betrachten; die Schädigung setzt 2 Phasen später ein als im Hoden. Trotz der später eintretenden Hemmwirkung auf das Epithel des Ovars sind die Auswirkungen intensiver. Von diesem Zeitpunkt an entfallen alle weiterführenden Entwicklungsprozesse der Oogenese. Die Ei- und Nährzellen werden zerstört, das Ovar erreicht nur eine Endgröße, die  $1/300$  des Normalvolumens entspricht (siehe WÜLKER, 1971). Dieser Befund wird auch durch die Ergebnisse anderer Autoren (Zusammenfassung: STOFFOLANO, 1971) gestützt. FÜHRER (1973), hat allerdings in seinen Arbeiten über die parasitäre Einflußnahme auf Gonadenanlagen von Schmetterlingslarven festgestellt, daß es offenbar keine geschlechtsbedingten Unterschiede im Endergebnis der parasitären Hemmwirkung gibt. Er erklärt den zeitlich bedingten Unterschied innerhalb der Entwicklungshemmung beider Geschlechter mit der verschiedenen Wachstumsgeschwindigkeit be-

stimmter Stadien von Ovar und Hoden.

Der Unterschied der Schädigung von Hoden und Ovar bei *Chironomus anthracinus* ist vermutlich darauf zurückzuführen, daß die Entwicklungsstörungen im Ovar erst einsetzen, wenn die weiblichen Keimzellen mit dem Follikelepithel in enge Beziehung treten. Normalerweise beginnt nach der Einlagerung in die Buchten ein starkes Zellwachstum, da die Oogenese nur einen beschränkten Zeitraum zu ihrer Ausdifferenzierung zur Verfügung hat. Die Vermutung liegt nahe, daß die Nährzellen diese zusätzlich benötigte Energie nicht bereitstellen können und daher das Epithel in Anspruch genommen wird, Aufbaustoffe zu liefern. Beim geschädigten Ovar unterbleibt die Einlagerung; damit kann das Epithel seine Nährfunktion nicht ausüben, und es findet kein weiteres Wachstum statt (WÜLKER, 1971).

Bei der Normalentwicklung des Hodens dient das Epithel von Anfang an den Keimzellen als Nahrungsquelle; das vom Parasiten beeinflusste Epithel (vgl. Seite 12) kann seiner Aufgabe sehr schnell nicht mehr nachkommen, und die zerstörende Auswirkung auf die Keimzellen des Hodens setzt früher ein. Das würde bedeuten, daß der Parasit als Empfänger der Aufbaustoffe und bestimmter morphogenetischer Impulse in erster Linie Konkurrent des Wirtes ist (vgl. Proteinsynthese: GORDON AND WEBSTER, 1971; 1972; 1974). Nach STOFFOLANO und STREAMS (1971) scheint die wichtigste Ursache der durch Parasiten erzielten Infertilität ebenfalls dieses Konkurrenzverhältnis zwischen Parasit und Wirt um die Nahrungsstoffe zu sein.

Bei der Schädigung der Gonaden von *Chironomus anthracinus* durch den Parasiten *Gastromermis rosea* ist trotz der zu beobachtenden Variationen im Ablauf, die durch die verschiedenen energetischen Bedürfnisse der Entwicklungsstadien von Hoden und Ovar hervorgerufen sind, ein gleiches Endergebnis festzustellen: Infertilität.

#### 4.3.2 Vergleich parasitärer Schäden mit Störungen anderer Art

Die durch Parasiten hervorgerufenen Veränderungen an den Ultrastrukturen verschiedener Insektenorgane sind morphologisch

ähnlich. Es ist zu klären, ob andere Ursachen zu Keimzellveränderungen führen, die den parasitär bedingten Fehlentwicklungen entsprechen.

Man kennt Fälle "normaler" Spermiogenese, bei der ohne ersichtlichen Grund Keimzellschäden auftreten:

MEYER (1969) führt auftretende Abweichungen darauf zurück, daß zum einen die Produktion von Spermien durch einen phylogenetisch sehr primitiven Regulationsmechanismus nicht eindeutig auf fertile Spermien einstellbar ist, so daß gleichzeitig zahlreiche infertile Spermien entstehen, die andere Funktionen übernehmen. Nach COHEN (1969; 1974) und JONES (1976) ist nur ein geringer Prozentsatz der Spermienproduktion nicht gestört und damit befruchtungsfähig. BACCETTI (1976) vermutet, daß die Veränderungen des Ejakulates von zufälligen Faktoren abhängig und für die Biologie der Befruchtung bedeutungslos sind, solange normale Spermien in ausreichender Menge produziert werden. JONES (1976) findet im Hoden normal entwickelter Säugetiere Spermien, die Zeichen der Degeneration tragen. Dabei sind Verdopplungen (Kern, Axonema) zu beobachten. An den Mitochondrien läßt sich die beginnende Inaktivierung durch deren Anschwellen (CARAFOLI, 1972) besonders leicht erkennen. Aufgrund der Anfälligkeit ihrer Membranen übernehmen Mitochondrien und Endoplasmatisches Retikulum "Schrittmacherfunktion" ("pacemaker" nach BARBER und BERNHEIM, 1967) für die Inaktivierung der Zelle. Die Vakuolisierungsprozesse verstärken sich, die Membranen sind zunehmend disintegriert, in den Vakuolen finden sich Membran- und Zellreste, die sich z.T. als autofluoreszierendes Material nachweisen lassen (TAPPEL, 1968).

In seiner Struktur erinnert das Spermium des alternden Organismus in vielfacher Hinsicht an die ausdifferenzierter somatischer Zellen, besonders gut beobachtbar an postmitotischem Gewebe (Hirn, Herzmuskel bei Säugetieren, bzw. bei determinierten Tieren, wie Rotatoria oder Insekten: COMFORT, 1956; PFLUGFELDER, 1958). Diese Zellen teilen sich nicht mehr, daher lassen sich an ihnen zeitabhängige Veränderungen (z.B. Alterungsprozesse) gut verfolgen. Altersbedingte Zellstörungen sind nach ROCKSTEIN (1972) auch durch die Analyse von Enzymen belegbar: Bei *Drosophila melanogaster* entdeckte er Generation für Generation das gleiche reproduzierbare Zeitmuster im Rückgang bestimmter Enzymaktivitäten des Flugmuskels. Ein Vergleich solcher Enzymaktivitäten im Verlauf parasitärer Degeneration mit der Normalentwicklung des Hodens könnte wahrscheinlich weitere Aufschlüsse über den Mechanismus der Schädigungsabläufe ergeben.

Durch Kälte- und Wärmeschocks (vgl. Keimzellen von *Locusta migratoria*: SZÖLLÖSI, 1975) und UV-Bestrahlung (vgl. Keimzellen von *Drosophila melanogaster*: SHOUP, 1967) induzierte Störungen scheinen morphologisch denen zu entsprechen, die durch Parasitenbefall, Alterung oder ohne einstweilen ersichtliche Ursache im Verlauf der normalen Spermiogenese eingetreten sind.

#### 4.3.3 Erörterung einiger Schädigungsmechanismen

##### 4.3.3.1 Nahrungskonkurrenz

Der Parasit benötigt Produkte des wirtseigenen Stoffwechsel für seinen Aufbau und verursacht damit eine Mangelversorgung bestimmter Gewebe des Wirts (z.B. Epithel, Keimzellen). Für diese Annahme spricht die Verkümmerng des Hodens wie die verspätet einsetzende und zögernd verlaufende Differenzierung. Die Unterversorgung kann auf jeder Ebene der Zellsynthese wirksam werden. Die Zelle eines bestimmten Differenzierungsstadiums wird damit in ihrer Funktion der Replikation und Proteinsynthese gestört. Diese Beeinträchtigung verzögert ihrerseits die Induktion der Nukleinsäuren-Synthesen oder der essentiellen Protein-Synthesen (vgl. GORDON AND WEBSTER, 1971; 1972; 1974 und Mitosehemmung: FÜHRER, 1973). Allein die Anfälligkeit der Membranen für Schädigungen, wie z.B. der Ausfall des Endoplasmatischen Retikulums und der Mitochondrien, kann eine Störung der Protein-Synthese einschließlich ihrer nachgeordneten Prozesse und der Energie-Erzeugung hervorrufen. Der Vorgang wird durch Vakuolisierungen und die dadurch bedingte Zunahme der katabolen Enzyme beschleunigt (vgl. die erheblichen Vakuolisierungen in Epithel und Keimzellen des Hodens).

##### 4.3.3.2 Vergiftung

Der Parasit kann nicht nur dem Wirt wichtige Stoffwechselvorgänge entziehen, sondern die Ausscheidungsprodukte des Parasiten könnten als körperfremde Stoffe eine Schädigung des Wirtes bedingen (vgl. WÜLKER, 1964).

#### 4.3.3.3 Abwehrreaktionen

Durch die Möglichkeit Parasiten zu enzystieren (vgl. GÖTZ, 1969; 1974), kann der Wirt *Chironomus anthracinus* im besten Fall eine normale Morphogenese vollziehen. Andernfalls erfolgt ein Wettlauf von Angriffs- und Verteidigungsreaktionen. Bei anderen Insekten (z.B. *Periplaneta americana*: ROTHERAM und CROMPTON, 1972; RAVINDRANATH und ANANTARAMAN, 1977) sind Parasiten (z.B. *Moniliiformis moniliiformis*) in der Lage, die Einkapselung zu überstehen; ein kleiner Teil unterläuft sie völlig (vgl. ROTHERAM und CROMPTON, 1972; LACKIE, 1974), indem sie sich Schutzhüllen aufbauen. Die im Abwehrkampf verbrauchten Energien fehlen dem Wirt zur Weiterdifferenzierung, in unserem speziellen Fall zu der des Hodens. Es muß also davon ausgegangen werden, daß die zu beobachtenden Störungen an den Keimzellen auf einer Vielzahl einzelner Faktoren beruhen, die zusammenwirken und sich gegenseitig verstärken.

## 5. Literaturverzeichnis

- ANDERSON, J.F.                      Histopathology of intersexuality in mosquitoes  
J.exp.Zool., 165, 475-496 (1967)
- BACCETTI, B./  
AFZELIUS, B.A.                      The biology of the sperm cell  
S.Karger, Basel-München-Paris-London (1976)
- BARBER, A./  
BERNHEIM, F.                      Lipid peroxidation: Its measurement, occurrence and significance  
in: Advances in geront.res.: Strehler (1967)
- BERTOLINI, R.                      Das Altern der Keimdrüsen  
in: Handbuch der allgem. Pathologie, 6, Springer-Verlag, Berlin-Hamburg-New York (1972)
- CARAFOLI, E.                      Mitochondrial uptake of Calcium-ions  
Bioch.Sci.Symp., 39, 89-109 (1974)
- COHEN, J.                          Why so many sperms? An essay on the arithmetic of reproduction  
Sci.Prog., Oxford, 57, 23-41 (1969)
- COHEN, J.                          Gametic diversity within an ejaculate;  
in: BACCETTI, B./AFZELIUS, B.A. (1976)
- COMFORT, A.                      The biology of senescence  
New York (1956)
- CROFTON, H.D.                      Nematodes  
Hutchinsons University Library, London (1966)
- DAVEY, K.G./  
HOMINICK, W.M.                      Endocrine relationships between Nematodes and their insect hosts - a review  
Exp.Parasitology, 33, 212-225 (1973)
- DAVID, H.                          Elektronenmikroskopische Organpathologie  
Berlin: VEB-Verlag Volk und Gesundheit (1967)
- FISCHER, J.                      Zur Fortpflanzungsbiologie von Chironomus nuditarsis Str.  
Rev.suisse Zool., 76, 23-55 (1969)
- FÜHRER, E.                      Der Einfluß zweier Endoparasiten auf die Gonadenentwicklung in den Larven von Epiblema ted.Cl.  
Z.Parasitenk., 41, 187-206 (1973)

- FÜHRER, E.                      Parasitär bedingte Wachstumshe-  
bei den Larven von *Epinota ted.C1.*  
*Z. angew. Entom.*, 79, 163-168 (1975)
- GORDON, R./  
WEBSTER, J.M.                  *Mermis nigrescens*: Physiological rela-  
tionships with its host, the adult  
desert locust *Schistocerca gregaria*  
*Exp. Parasitology*, 29, 66-79 (1971)
- GORDON, R./  
WEBSTER, J.M.                  Nutritional requirements for protein  
synthesis during parasitic development  
of the entomophilic nematode  
*Mermis nigrescens*  
*Parasitology*, 64, 161-172 (1972)
- GORDON, R. et al.                *Mermithid* parasitism, protein turnover  
and vitellogenesis in the desert  
locust *Schistocerca gregaria*  
*Forskål. Comp. Biochem. Physiol.* 46B,  
575-593 (1973)
- GÖTZ, P.                         Der Einfluß unterschiedlicher Befalls-  
bedingungen auf die mermithogene Inter-  
sexualität von *Chironomus* (Dipt.)  
*Z. Parasitenk.*, 24, 484-545 (1964)
- GÖTZ, P.                         Die Einkapselung von Parasiten in der  
Haemolymph von *Chironomus*larven (Dipt.)  
*Zool. Anzeiger, Supplbd.*, 33,  
Verhandlungen der Zool. Gesellsch.,  
610-617 (1969)
- GÖTZ, P.                         Humoral encapsulation in Diptera:  
defence reactions of *Chironomus* larvae  
against fungi  
*Parasitology*, 68, 193-205 (1974)
- HAUSS, W.                        Tissue alterations due to experimental  
arteriosclerosis  
in: *Connective Tissue and Aging*  
Workshop Conference Hoechst, 1, 23-33  
(1972)
- JONES, R.C.                      Fertility and infertility in mammals  
in relation to sperm structure  
in: *The biology of the male gamete*  
Ed. DUCKET, J. et RACEY, P.  
New York, Acad. Press (1976)
- LACKIE, J.M.                      The host specificity of *Moniliiformis*  
*dubius* (Acanthocephala), a parasite  
of cockroaches  
*Int. J. Parasitology*, 5, 301-307 (1975)

- LINDNER, J. Altern des Bindegewebes  
in: Handbuch der allgemeinen Pathologie,  
6, Berlin-Heidelberg-New York (1972)
- MEYER, G.F. Experimental studies on spermiogenesis  
in *Drosophila*  
Genetics, New York, 61: suppl., 79-92  
(1969)
- OSCHMANN, J.C. et al. Cellular basis of water transport  
in: SLEIGH, M.A. AND JENNINGS, D.H.  
Cambridge Univ.Press  
Transport at the cellular level (1974)
- PANOV, A.A. et al. Ultrastructural changes in the corpus  
allatum of the bug, *Eurygaster*, infected  
by the larvae of *Clytiomyia hellio*,  
J.Ins.Physiology, 18,1787-1792 (1972)
- PFLUGFELDER, O. Probleme des Alterns bei Tieren  
Deutsche Med.Woschr., 83,345-348 (1958)
- PRICE, G.M. Protein and nucleic acid metabolism in  
insect fat body  
Biol.Rev., 48,333-375 (1973)
- RAVINDRANATH, M.H./  
ANANTARAMAN, S. The cystacanth of *Moniliformis moniliformis*  
and its relationship with the haemo-  
cytes of the intermediate host  
Z.Parasitenk., 53,225-237 (1977)
- RIEMANN, J.G. et al. Daily cycle of release of sperm from  
the testes of the mediterranean flour  
moth  
J.Ins.Physiology, 20,195-207 (1974)
- ROCKSTEIN, M./  
BAKER, G.T. Molecular genetics, mechanisms in  
development and aging  
Acad.Press, New York-London (1972)
- ROSARIO, B. An e.m. study of spermatogenesis in  
Cestodes  
J.Ultrastr.Res., 11,412-427 (1964)
- ROTHERAM, S./  
CROMPTON, D.W. Observations on the early relationship  
between *Moniliformis dubius* (*Acanthocephala*)  
and the haemocytes of the intermediate  
host, *Periplaneta americana*  
Parasitology 64, 15-21 (1972)
- SHOUP, J.A. Spermiogenesis in wild type and in a  
male sterility mutant of *Drosophila*  
*melanogaster*  
J.Cell.Biol., 32,663-675 (1967)
- SILBERBERG, R./  
LESKER, P.A. Fine structure and enzyme activity in  
articular cartilage of aging male  
guinea pigs  
in: Connective tissue and aging;  
Proceedings of the Workshop Conference,  
Hoechst, 1972
- STEINHAUS, E.A. Insect Pathology 1; an advanced treatise  
Ed.STEINHAUS, E.A., 1, New York,  
Acad.Press (1963)

- STOFFOLANO, J.G./  
STREAMS, F.A. Host reactions of *Musca domestica*,  
*Orthellia caesarion*, and *Ravinia*  
*l'herminieri* to the nematode *Heteroty-*  
*lenchus autumnalis*  
*Parasitology*, 63,195-211 (1971)
- STOFFOLANO, J.G. Host specificity of entomophilic Nema-  
todes - a review  
*Exp.Parasitology*, 33, 2,263-284 (1973)
- SZÖLLÖSI, A. Influence of infra-optimal breeding  
temperature on spermiogenesis of the  
locust *Locusta migratoria* (I+II)  
*J.Ultrastr.Res.*, 54,202-223 (1976)
- SZÖLLÖSI, A. et al. E.m. study of the blood-testis barrier  
in an insect: *Locusta migratoria*  
*J.Ultrastr.Res.*, 59,158-172 (1977)
- TAPPEL, A. Free-radical lipid peroxydation damage  
and its inhibition by vitamin E and  
selenium  
*Fed.Proceedings*, 24,73-78 (1965)
- TATES, A.D. Cytodifferentiation during spermato-  
genesis in *Drosophila melanogaster*  
Thesis, J.H. Pasmans, 'S-Gravenhage  
(1971)
- TOBEY, R. Energy requirements for mitosis in  
Chinese Hamster cells  
in: BASERGA, R., *Biochem.Cell Div.*,  
(1969)
- VILLAVASO, E.J. Artificial insemination of the Boll  
Weevil  
*Ann.Entom.Soc.America*, 67, 6,825-827  
(1974)
- WESSING, A. Die Exkretion der Insekten  
*Natw.Rundsch.*, 19,139-147 (1966)
- WÜLKER, W. Untersuchungen über die Intersexualität  
der Chironomiden (Dipt.) nach Paramermis  
Infektion  
*Arch.Hydrobiol.Suppl.*,25,127-181 (1961)
- WÜLKER, W. Untersuchungen über die Ultrastruktur  
der Gonaden von *Chironomus* (Dipt.)  
2. Ovarstruktur nach Schädigung durch  
parasitäre Mermithiden  
*Z.Parasitenk.*, 36,73-94 (1971)

WÜLKER, W.

Parasite-induced castration and inter-  
sexuality in insects  
in: REINBOTH, R., edit.:  
Intersexuality in the animal kingdom,  
Springer-Verlag (1974)

YASUZUMI, G./  
OURA, C.

Spermatogenesis in animals as revealed  
by electron microscopy, XIV  
the fine structure of the clear band  
and tubular structure in late stages  
of development of spermatids of the  
silkworm, *Bombyx mori* LINNÉ  
Z.Zellforsch., 66, 182-196 (1965)

GEGENÜBERSTELLUNG DER ENTWICKLUNG VON  
HODEN, FOLLIKELEPITHEL UND KEIMZELLEN  
DES NORMALEN UND DES PARASITIERTEN  
CHIRONOMUS ANTHRACINUS IN TABELLENFORM

# T A B E L L E I

## ABWEICHUNGEN DER ENTWICKLUNG DES PARASITIERTEN TIERS VOM NORMALTIER

### FORM UND GRÖSSE DES H O D E N S

| normales Tier                    |             |                                    | parasitiertes Tier               |              |             |
|----------------------------------|-------------|------------------------------------|----------------------------------|--------------|-------------|
| Lage :                           | Ph 2-6      | : 6. Segment                       | Ph 2-9                           | : 6. Segment |             |
|                                  | Ph 7-Imago: | 7-8 Segment                        | Ph 9-Imago:                      | 7. Segment   |             |
| Form :                           | Ph 2-4      | : oval                             | Ph 2-Imago:                      | oval         |             |
|                                  | Ph 5        | : apikal finger-<br>förmig gelappt |                                  |              |             |
|                                  | Ph 6-Imago: | keulenförmig                       |                                  |              |             |
| Farbe:                           | Imago       | : rotbraun                         | Imago                            | : rosa       |             |
| Zahl der<br>gemessenen<br>Hoden: | Stadium     | Ø<br>Länge                         | Zahl der<br>gemessenen<br>Hoden: | Stadium      | Ø<br>Länge  |
| 20                               | Ph 2        | 295 $\mu$ m                        | 20                               | Ph 2         | 190 $\mu$ m |
| 20                               | Ph 3        | 316 "                              | 20                               | Ph 3         | 274 "       |
| 20                               | Ph 4        | 340 "                              | 20                               | Ph 4         | 295 "       |
| 20                               | Ph 5        | 421 "                              | 20                               | Ph 5         | 290 "       |
| 20                               | Ph 6        | 380 "                              | 10                               | Ph 6         | 316 "       |
| 20                               | Ph 7        | 570 "                              | 10                               | Ph 7         | 295 "       |
| 10                               | Ph 8        | 760 "                              | 5                                | Ph 8         | 400 "       |
| 10                               | Ph 9        | 674 "                              | 5                                | Ph 9         | 295 "       |
| 4                                | Puppe       | 590 "                              | 2                                | Puppe        | 210 "       |
| 10                               | Imago       | 464 "                              | 10                               | Imago        | 253 "       |

ABWEICHUNGEN DER ENTWICKLUNG DES PARASITIERTEN TIERS VOM  
NORMALTIER

## FOLLIKELEPITHEL

- Größe : frühe Phasen: reduziert auf schmalen  
Streifen ( $0,9 \mu\text{m}$ );  
späte Phasen: reduziert auf BL
- Inhalt: BL : früh verdickt ( $0,6 \mu\text{m}$ ) und verdichtet;  
später in Falten, Anlagerungen von  
Zelltrümmern
- A : weniger und kleinere Ausläufer  
(ca.  $1/4$  Normalgröße) in Rosetten
- N : 1. länglich oder polymorph mit  
verklumpten Chromatin  
2. degenerierend
- NU : weniger
- M : bis Ph 3 normal, später weniger
- ER : weniger, in zirkulären und  
parallelen Schichten
- Lysis: autophagozytäre Bezirke, mvK., mit ver-  
schiedenem Inhalt, später Myelinstrukturen  
oder vesikotubuläre Gebilde

## KEIMZELLEN

## I. Ph 2 - 7

- Zahl der KZ : 3-10 (normal: 12-24) pro Rosette im  
Querschnitt; reduzierte Teilungsfähigkeit
- Anordnung : 1. vereinzelt im Hoden  
2. in Rosetten: 5-6 (normal: 14-45)  
jeweils in Ph 6
- Spg zu Spz : in Ph 6-7 (normal: 4-5)
- Zellbrücken : verspätete Auflösung in Ph 6  
(normal: 4)
- Bestandteile : Kerne : 1. Fehlen der NU  
2. degenerierende und pyknotische N
- Plasma: 1. wenig  
2. starke Vakvolisierung  
3. keine filamentären Komplexe

## II. Ph 8 - Imago

|              |   |                                                                                                 |
|--------------|---|-------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Zahl der KZ  | : | stark reduziert                                                                                 |
| Anordnung    | : | keine Rosetten, vereinzelt über Zellbrücken verbunden (wie normal)                              |
| Spz zu Spt   | : | in Ph 8 (normal: 7-8)                                                                           |
| Bestandteile | : | Plasma : 1. kein anastomosales System<br>2. frühe Bildung der akrosomalen V                     |
|              | : | zentrioläres Adjunkt : keine deutlich helikalen Strukturen                                      |
| Spt zu Sp    | : | Ph 9 - Puppe (normal: 8-9)                                                                      |
| Bestandteile | : | Kern : weniger regelmäßig kondensiert                                                           |
|              | : | zentrioläres Adjunkt : 1. manchmal verklumpfter Annulus<br>2. Begleitstrukturen in Bruchstücken |
|              | : | Membranen : defekt im kaudalen Bereich                                                          |

### Abkürzungen:

A = Ausläufer; BL = Basallamina; ER = Endoplasmatisches Retikulum; KZ = Keimzelle; M = Mitochondrien; N = Nukleus; NU = Nukleolus; Sp = Spermium; Spg = Spermatogonie; Spt = Spermatide; Spz = Spermatozyte; V = Vakuole

Die vorliegende Arbeit wurde im Zoologischen  
Institut der Albert-Ludwigs-Universität  
Freiburg i. Brsg. ausgeführt.

Mein besonderer Dank gilt:

Herrn Prof. Dr. W.Wülker für die Überlassung  
des Themas, Betreuung der Arbeit und die er-  
wiesene große Geduld.

Herrn Dr. D.Zissler für die Arbeitsmöglichkeit  
am EM, zahlreiche hilfreiche Hinweise und  
Durchsicht der Arbeit.

Frau M.Koch und Frau R.Rössler für die  
technische Assistenz.

## Lebenslauf

Am 24. September 1945 wurde ich als Tochter des kaufmännischen Direktors Ulrich Elsenhans und seiner Ehefrau Inge in Hamburg geboren.

Von 1952 bis 1965 besuchte ich in Nürtingen Volksschule und Gymnasium. Ab 1966 bis 1973 studierte ich in Stuttgart-Hohenheim Biologie. Seit 1974 promoviere ich in Freiburg bei Herrn Prof. Dr. Wülker.

Ich versichere hiermit, daß ich die vorgelegte Dissertation selbst erarbeitet habe.

Freiburg, den 31. Mai 1978

*Ulrich Elsenhans*

ABBILDUNGEN ZU DEN ULTRASTRUKTUREN  
DER GONADEN VON  
CHIRONOMUS ANTHRACINUS (DIPTERA)

I

ABBILDUNGEN (1 - 30) ZUR NORMALENTWICKLUNG  
DER HODEN VON CHIRONOMUS ANTHRACINUS IM  
4. LARVENSTADIUM, DER PUPPE UND DER IMAGO

II

ABBILDUNGEN (1 - 23) ZU DEN HODENSTRUKTUREN  
VON CHIRONOMUS ANTHRACINUS NACH SCHÄDIGUNG  
DURCH PARASITÄRE NEMATODEN (MERMITHIDAE)



I

ABBILDUNGEN (1 - 30) ZUR NORMALENTWICKLUNG  
DER HODEN VON CHIRONOMUS ANTHRACINUS IM  
4. LARVENSTADIUM, DER PUPPE UND DER IMAGO





Abb. 1'

Chironomus anthracinus:  
Ph 2/L IV  
Hoden längs  
Follikelepithel (FE)  
Keimzellen (KZ)  
x 148

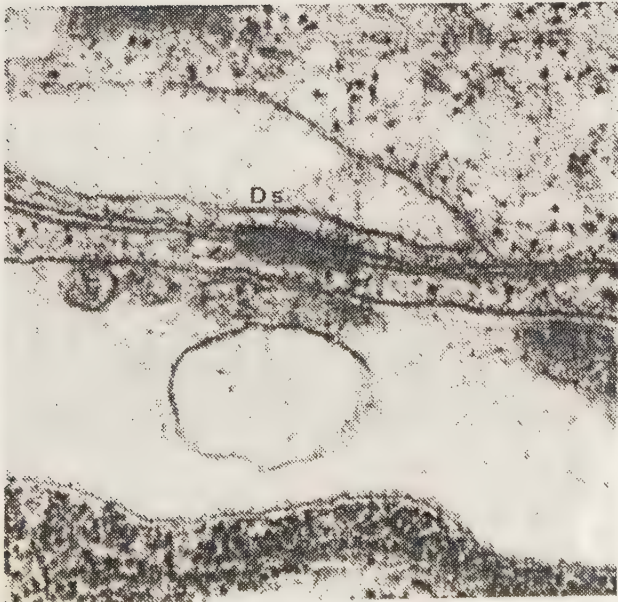
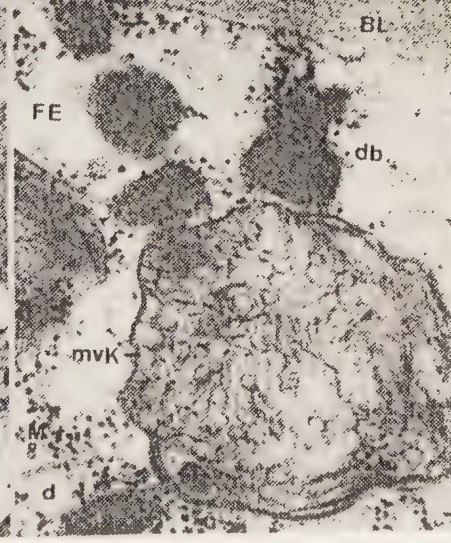
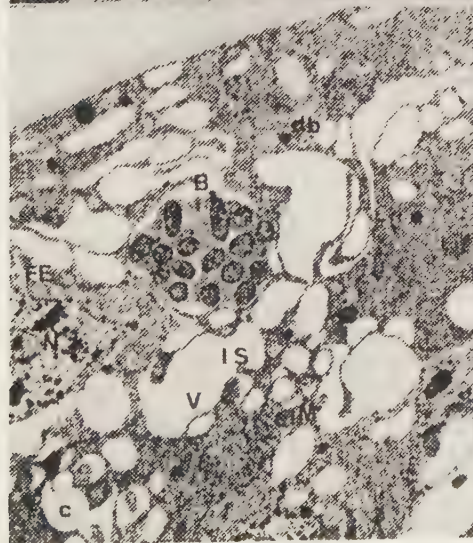
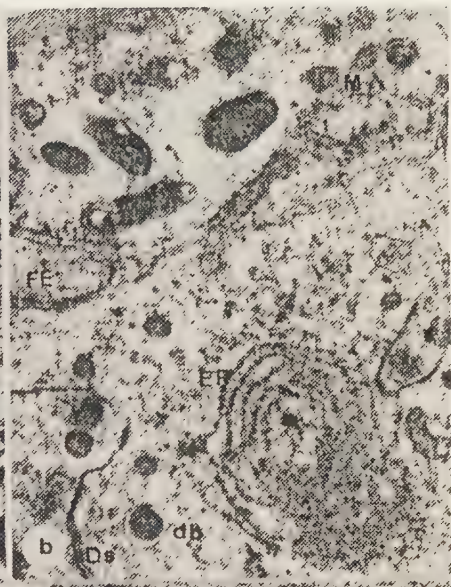


Abb. 1

Chironomus anthracinus:  
Ph 2/L IV  
Desmosom (Ds) zwischen den  
Follikelepithelzellen  
x 92400

Abb. 2 a-d

- a. *Chironomus anthracinus*: Ph 2/L IV  
Mehrschichtiges Follikelepithel (FE)  
mit zahlreichen Mitochondrien (M) und  
Bakterioiden (B); es wird von einer  
Basallamina (BL) begrenzt.  
Nukleus (N)  
Vakuolen (V)  
x 94500
- b. *Chironomus anthracinus*: Ph 2/L IV  
Mehrschichtiges Follikelepithel (FE)  
mit zirkulärem Endoplasmatischem Retikulum (ER)  
"dense bodies" (db)  
Desmosom (Ds)  
Mitochondrien (M)  
x 10340
- c. *Chironomus anthracinus*: Ph 7/L IV  
Durch Vakuolen (V) aufgelockertes  
Follikelepithel (FE). In den Vakuolen  
erkennt man lamelläre Strukturen (LS);  
in einer Vakuole sind mehrere Bakterioide (B)  
zusammengelagert. Mitochondrien (M) und  
"dense bodies" (db) sind über das Zytoplasma  
zerstreut.  
Nukleus (N)  
x 10340
- d. *Chironomus anthracinus*: Ph 7/L IV  
Im Follikelepithel (FE) erkennt man "dense bodies" (db)  
und multivesikuläre Körperchen (mvK)  
Basallamina (BL)  
Mikrotubuli (Mt)  
x 61600



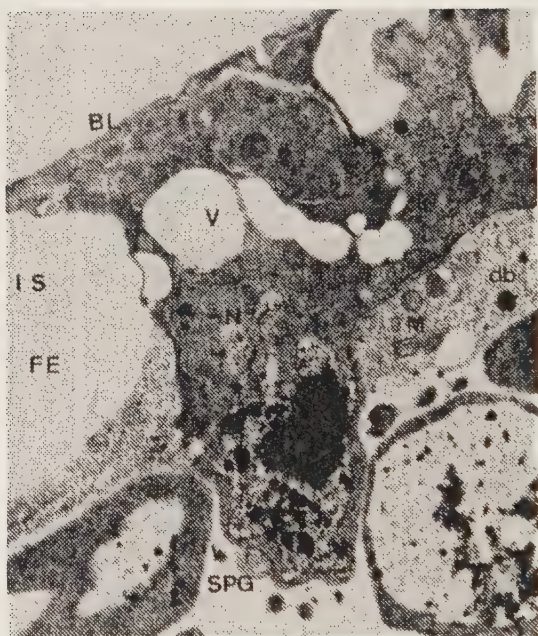


Abb. 3

Chironomus anthracinus: Ph 7/L IV  
 Durch Vakuolen (V) aufgelockertes  
 Follikelepithel (FE); dadurch wird eine  
 Zelle ins Hodeninnere geschoben.  
 Basallamina (BL); Mitochondrien (M)  
 "dense bodies" (db)  
 lamelläre Strukturen (IS)  
 Nukleus (N)  
 Spermatogonium (SPG)  
 x 21850

Abb. 4 a-d

- a. *Chironomus anthracinus*: Ph 2/L IV  
Follikelepithel (FE) mit Ausläufer (A)  
ins Rosetteninnere der Spermatogonien (SPG)  
Bakterioide (B)  
Mitochondrien (M)  
Nukleus (N)  
Vakuolen (V)  
x 4680
- b. *Chironomus anthracinus*: Ph 2/L IV  
Der Ausläufer (A) des Epithels schiebt sich  
ins Rosetteninnere der Spermatogonien (SPG).  
Im Ausläufer erkennt man Mikrotubuli (Mt),  
Mitochondrien (M) und Vakuolen (V).  
x 24700
- c. *Chironomus anthracinus*: Ph 2/L IV  
Follikelepithel (FE) mit länglichen Zellen,  
in denen man Kerne (N),  
Mitochondrien (M), Bakterioide (B)  
und Vakuolen (V) erkennt.  
Das Epithel sendet seine Ausläufer (A)  
ins Rosetteninnere.  
Spermatogonien (SPG)  
Zellbrücken (Zb)  
x 11750
- d. *Chironomus anthracinus*: Ph 8/L IV  
Zelle des Follikelepithels im Hodeninneren;  
Bakterioide (B)  
Mitochondrien (M)  
polymorpher Nukleus (N)  
Vakuolen (V) mit degenerierendem Inhalt.  
x 10810

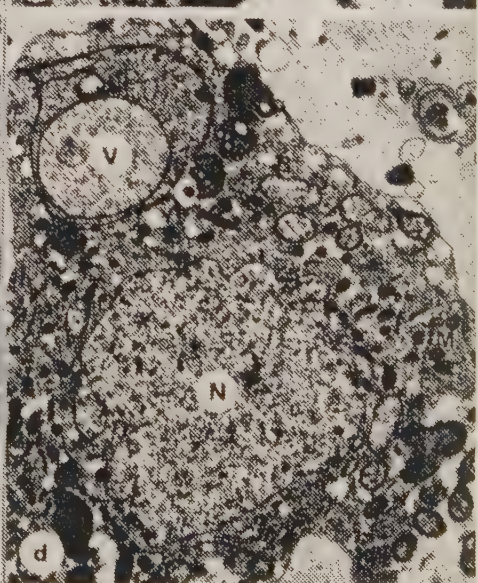
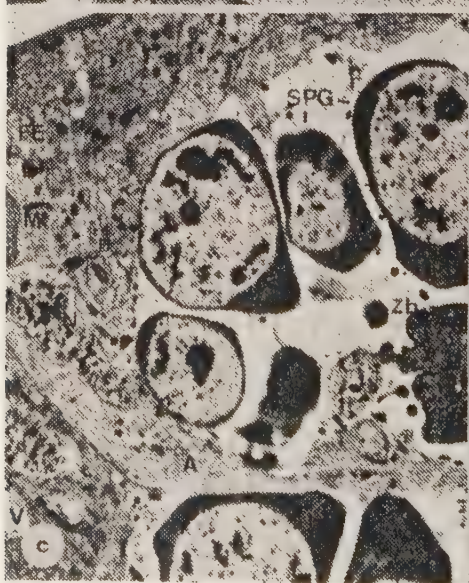
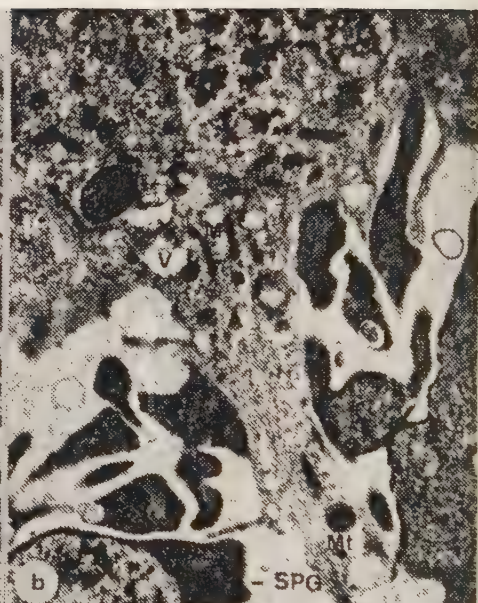
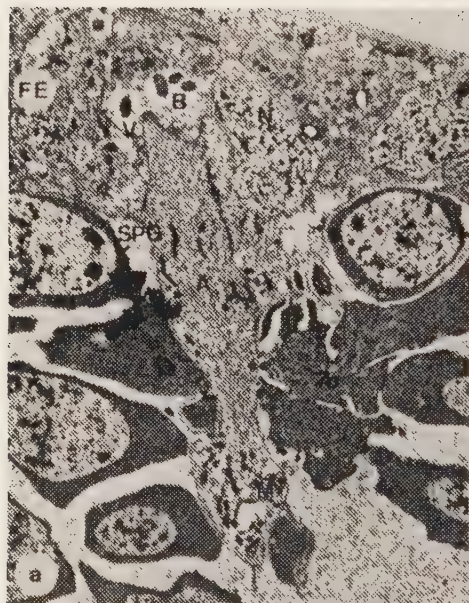
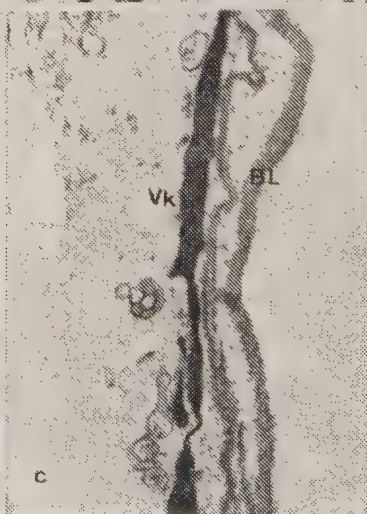
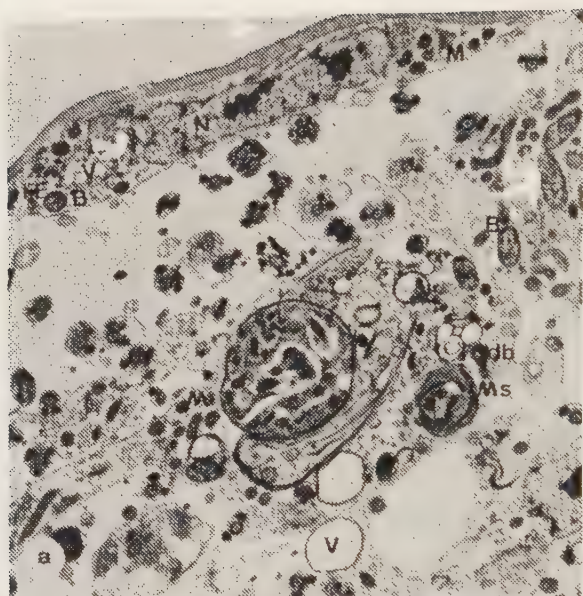


Abb. 5 a-c

- a. *Chironomus anthracinus*: Imago  
Degeneriertes Follikel­epithel (FE) mit  
länglichem Kern (N); mit Resten von  
aufgequollenem Endoplasmatischem Retikulum (ER)  
Bakterioiden (B)  
"dense bodies" (db)  
Mitochondrien (M)  
Vakuolen (V)  
Im Inneren des Hodens beobachtet man  
Spermien und phagozytäre Bezirke, in denen  
sich noch deutlich erkennbare Zellbestandteile  
(Bakterioide, Mitochondrien, Endoplasmatisches  
Retikulum) sowie Myelinstrukturen (Ms) und  
zelluläre Verklumpungen befinden.  
x 4500
- b. *Chironomus anthracinus*: Imago  
Basallamina (BL), an der  
degeneriertes Zellmaterial (Myelinstrukturen und  
Verklumpungen) angelagert ist.  
x 12220
- c. *Chironomus anthracinus*: Imago  
Basallamina (BL) mit Anlagerung von verklumptem  
Zellmaterial (VK).  
x 4680



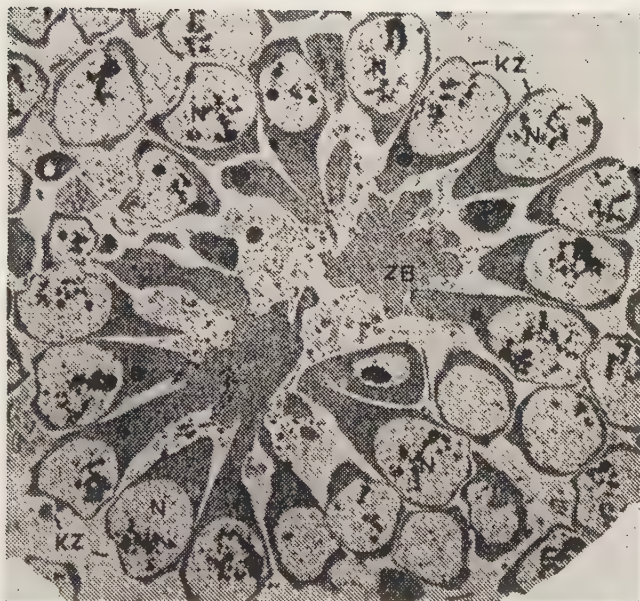
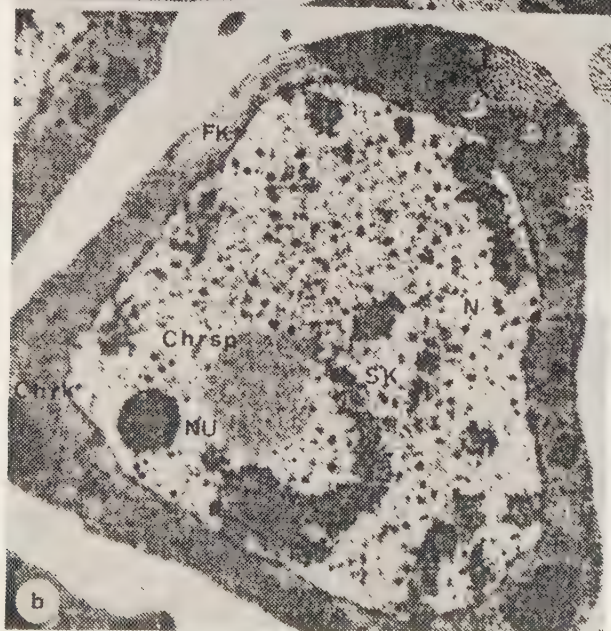
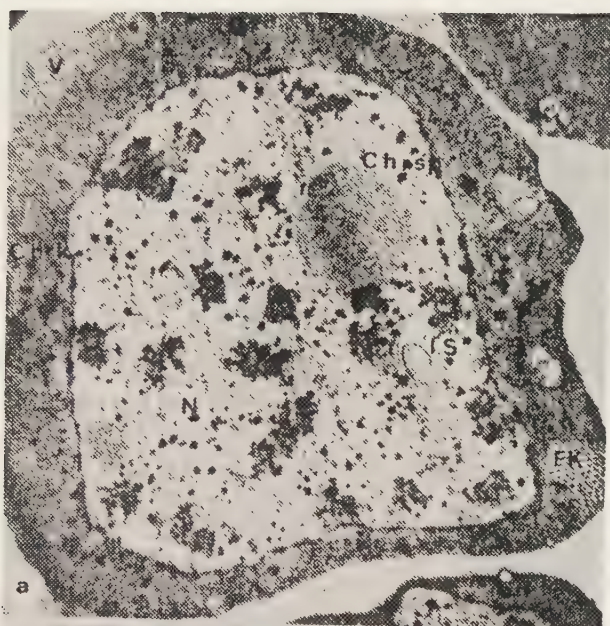


Abb. 6

Chironomus anthracinus: Ph 6/L IV  
 Keimzellen (KZ), die über Zellbrücken (ZB)  
 miteinander verbunden sind und daher  
 eine Rosettenform darstellen.  
 Nukleus (N)  
 x 4700

Abb. 7a, b

- a. *Chironomus anthracinus*: Ph 7/L IV  
Spermatozyte, in deren Zytoplasma sich  
Filamentkomplexe (FK), Vakuolen (V) und  
Chromatoidkörper (Chrk) befinden.  
Im Kern sind deutlich die kreisrunde  
Chromatinsphäre (Chrsp), Vakuolen mit  
lamellären Strukturen (ls) und dunkle  
über das Zytoplasma verstreute Chromatin-  
flocken zu erkennen.  
x 19950
- b. *Chironomus anthracinus*: Ph 7/ L IV  
Spermatozyte, in deren Kern (N) die  
Chromatinsphäre (Chrsp) neben dem  
Nukleolus (NU) und synaptonemischem  
Komplex (SK) liegt.  
Chromatoidkörper (Chrk)  
Filamentäre Komplexe (FK)  
x 19950



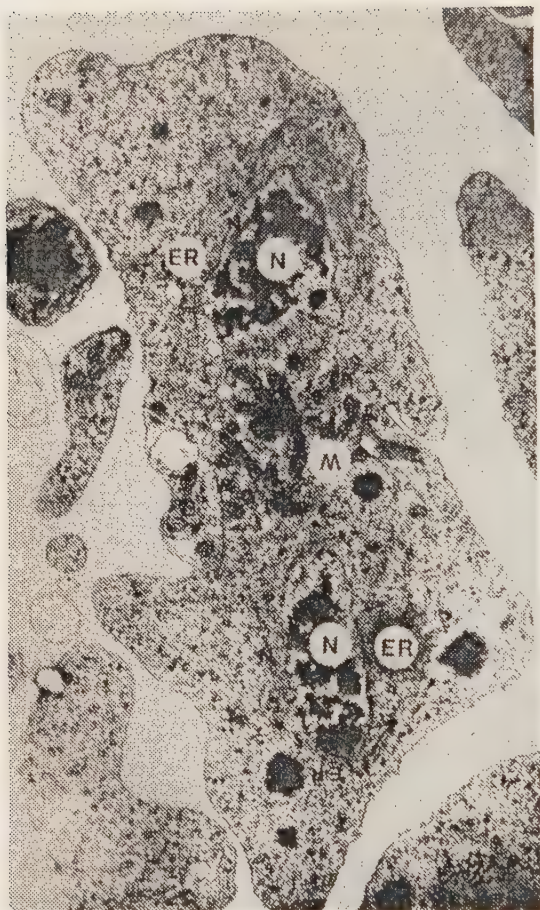


Abb. 8

Chironomus anthracinus:  
Ph 8/L IV  
Telophase I erkennbar an  
polymorphen Kernen (N).  
Apikal umgibt mehrfach ge-  
lagertes Endoplasmatisches  
Retikulum (ER) den Kern.  
In der Äquatorialebene  
sammeln sich vermehrt  
Mitochondrien (M) an.  
x 11750

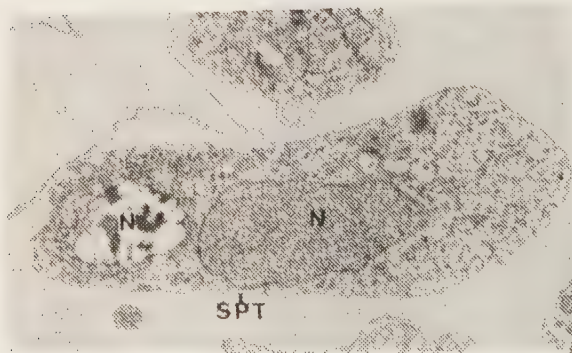


Abb. 9

Chironomus anthracinus:  
Ph 9/L IV  
Spermatide (SPT), die zwei  
verschieden weit fortge-  
schrittene Kerne (N) enthält.  
x 12220



Abb. 10

Chironomus anthracinus: Ph 9/L IV  
 Polygonale Spermatide mit rundem  
 Kern (N). Parafusoriale Membranen (PM)  
 umfassen den Kern und zusätzliches  
 Zytoplasmamaterial.  
 x 23750

Abb. 11 a-c

- a. *Chironomus anthracinus*: Ph 7/L IV  
Filamentäre Komplexe (FK) im Plasmarand der Spermatozyte. In diesem Komplex erkennt man neben den Filamenten Mikrotubuli (Mt) sowie mehrere größere Tubuli (T), um die ein elektronenlichter Hof liegt.  
Nukleus (N)  
x 81200
- b. *Chironomus anthracinus*: Ph 7/L IV  
Filamentäre Komplexe (FK) im Plasma der Spermatozyte; die Filamente laufen rechtwinklig aufeinander zu. In der Nähe befinden sich Chromatoidkörper (Chrk).  
x 31825
- c. *Chironomus anthracinus*: Ph 2/L IV  
Im Plasma der Spermatogonie befinden sich dünnere Filamente (DF) in Wirbelform.  
x 67200

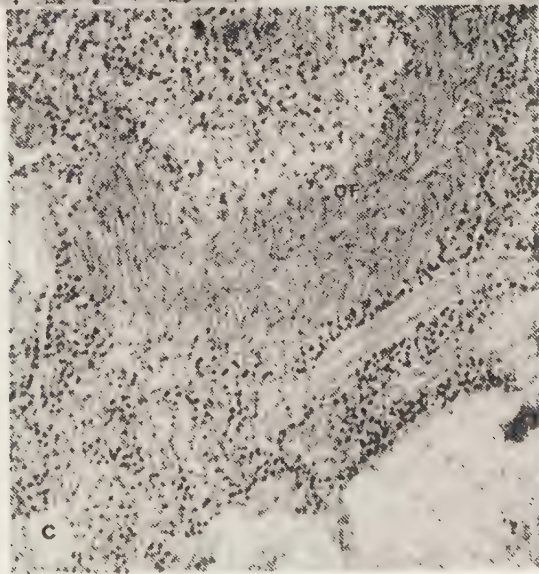
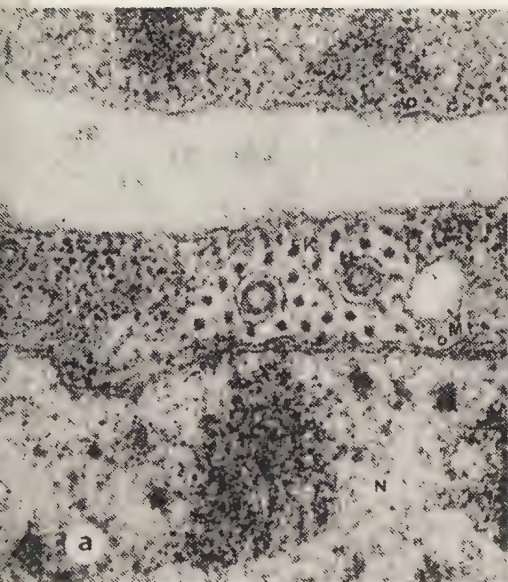


Abb. 12 a-c

- a. *Chironomus anthracinus*: Ph 2/L IV  
Ein Zentriol (Z) und ein Chromatoidkörper (ChrK)  
im Plasma einer Spermatogonie; auf beide  
laufen mehrere Mikrotubuli (MT) zu.  
Nukleus (N)  
x 72800
- b. *Chironomus anthracinus*: Ph 2/L IV  
Mikrotubuli (MT), die auf 2 Chromatoid-  
körper (ChrK) zulaufen.  
Nukleus (N)  
x 68600
- c. *Chironomus anthracinus*: Ph 6/L IV  
Mikrotubuli (MT) treten in der Zellbrücke (ZB)  
auf; an ihrem Rand sieht man Verdichtungen (Vd).  
x 58800

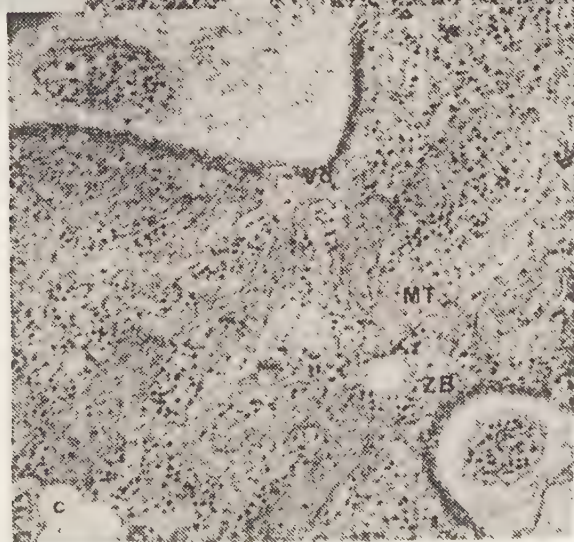
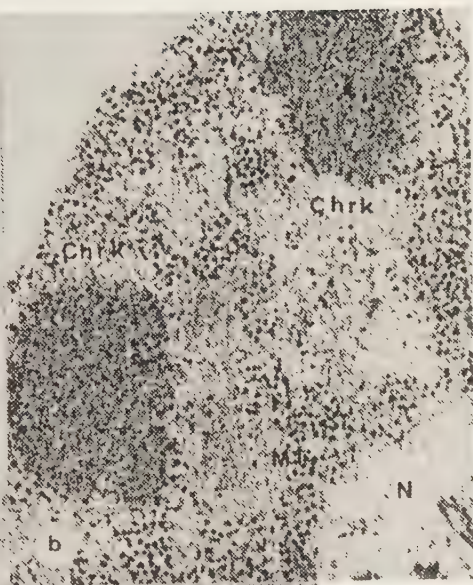
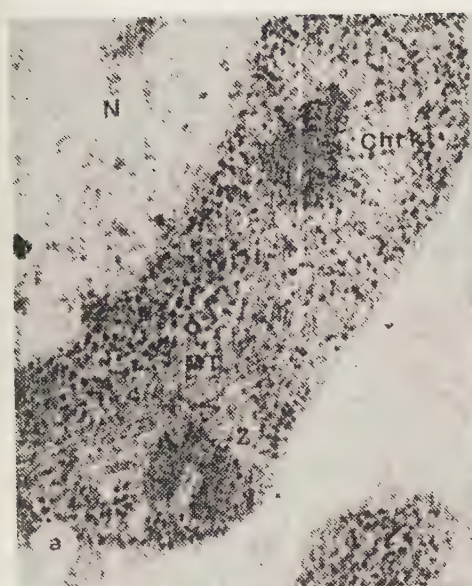
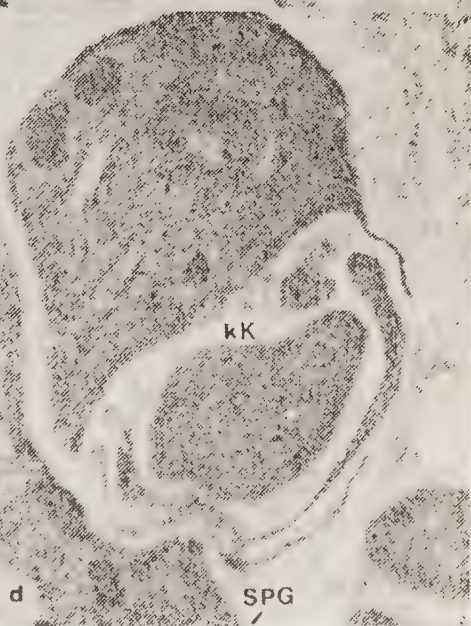
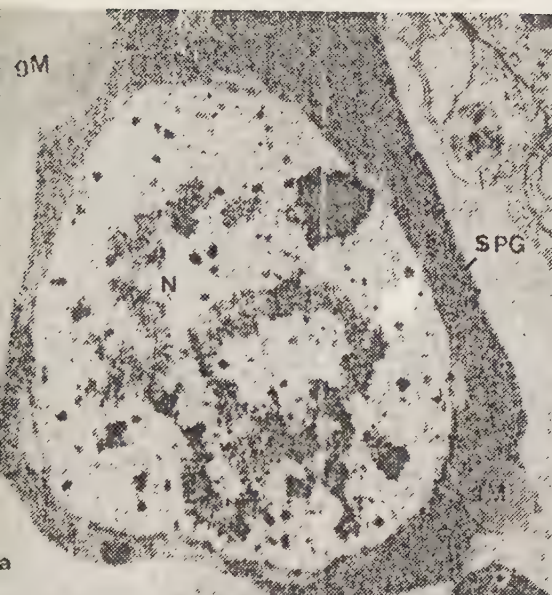


Abb. 13 a-d

- a. *Chironomus anthracinus*: Ph 2/L IV  
Spermatogonie (SPG); sie besitzt am  
Plasmarand 2 Abschnürungen, die glykogen-  
artiges Material enthalten (gM).  
Nukleus (N)  
x 18050
- b. *Chironomus anthracinus*: Ph 2/L IV  
Spermatogonie (SPG) mit einer Abschnürung  
am Rand, in der sich granuläres Material (grM)  
befindet.  
Filamentärer Komplex (FK)  
Nukleus (N)  
x 20900
- c. *Chironomus anthracinus*: Ph 2/L IV  
Plasmaabschnürung einer Spermatogonie (SPG);  
die Abschnürung umfaßt größere Granula (GR).  
x 72800
- d. *Chironomus anthracinus*: Ph 2/L IV  
Die Abschnürung der Spermatogonie (SPG)  
zerfällt in konzentrische Kreise (kK).  
x 16920



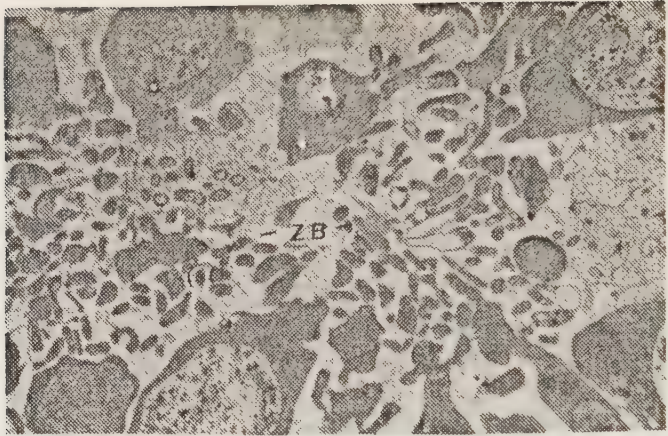


Abb. 14

*Chironomus anthracinus*: Ph 4/L IV  
 Zerfallende Zellbrücken (ZB) zwischen  
 einer Keimzellrosette.  
 x 4680

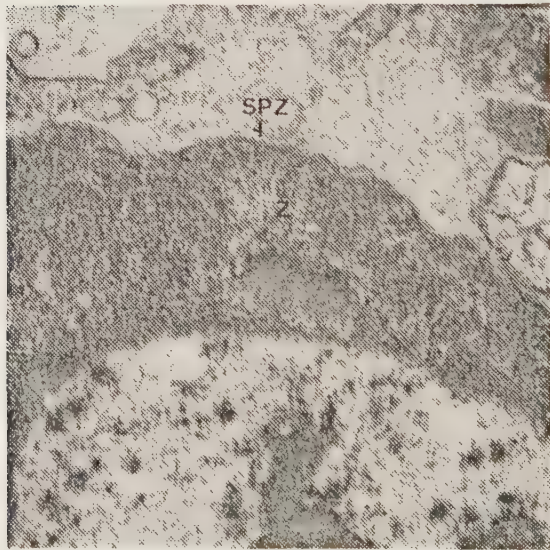


Abb. 15

*Chironomus anthracinus*: Ph 7/L IV  
 Zwei rechtwinklige Zentriolen (Z) im  
 Plasma einer Spermatozyte (SPZ).  
 x 34200

Abb. 16 a, b

a. *Chironomus anthracinus*:

Ph 9/L IV

Spermatide (SPT) mit

Einbuchtung (EB) im

Plasma; Vorstufe zur

"Hantelform"

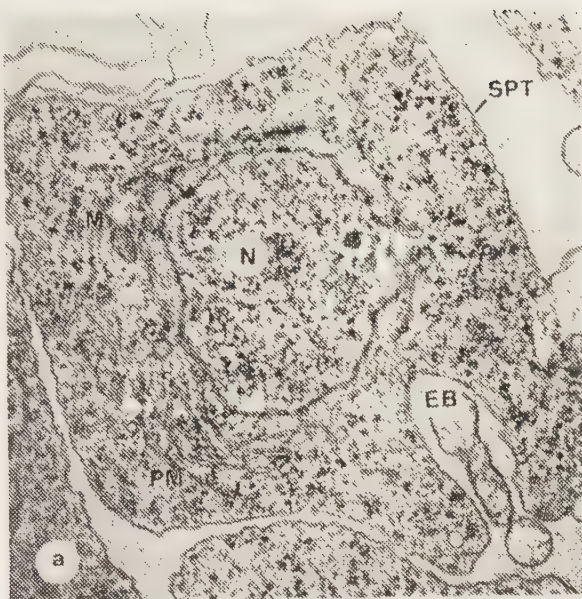
Mitochondrien (M)

Nukleus (N)

Parafusoriale

Membranen (PM)

x 24700



b. *Chironomus anthracinus*:

Ph 9/L IV

"Hantelform" der

Spermatide (SPT) und

Axonema-Ausbildung (Ax)

keilförmiges zentrioläres

Adjunkt (zA)

Parafusoriale

Membranen (PM)

runder Kern (N)

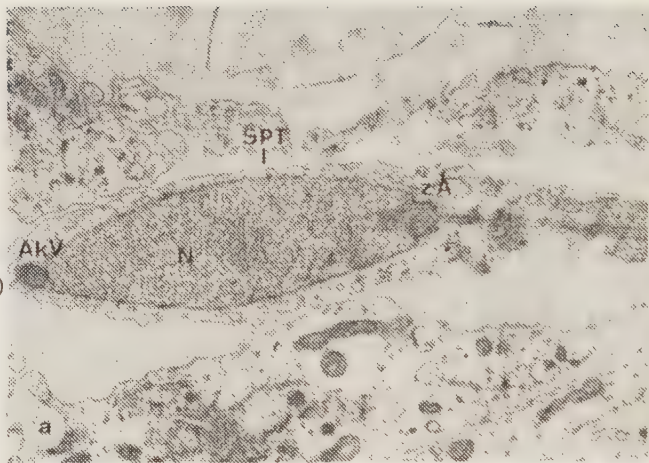
x 24700



Abb. 17 a, b

a.

*Chironomus anthracinus*:  
Puppe  
Spermatide (SPT) längs  
in Spindelform mit  
keilförmigem zen-  
triolärem Adjunkt (zA),  
das am Rande besondere  
Strukturen ausbildet;  
Nukleus (N)  
akrosomale Vakuole (AkV)  
x 17390



b.

*Chironomus anthracinus*.  
Ph 9/L IV  
Spindelförmige Sperma-  
tide (SPT) mit zen-  
triolärem Graben (zG)  
und zentriolärem  
Adjunkt (zA), das am  
Rande besondere Struk-  
turen aufweist. Das  
Akrosom (Ak) hat  
Dreiecksform.  
Nukleus (N)  
x 11515

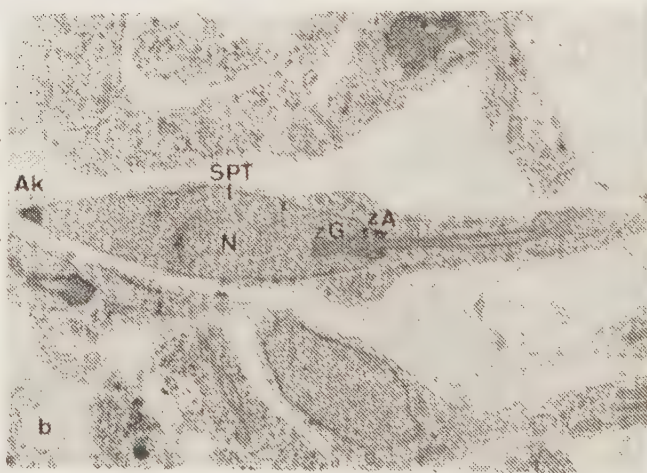


Abb. 18

Chironomus anthracinus:  
Imago

Spermatide quer (SPT);  
am Rand zeigt der  
Nukleus (N) 3 rinnen-  
artige Einbuchtungen  
(EB); im Kerninneren  
sieht man die Doublet-  
ten (D) der Zentriole  
(Z).

x 7650

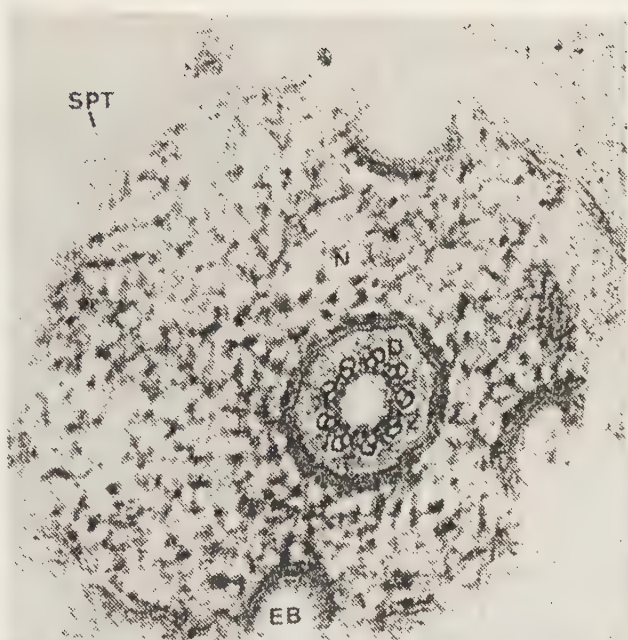


Abb. 19

Chironomus anthracinus:  
Puppe

Spermatide (SPT) längs;  
sie zeigt einen Zentral-  
Zylinder (zZy);  
der Spermatide sitzt  
ein trianguläres  
Akrosom (AK) auf.

x 35150

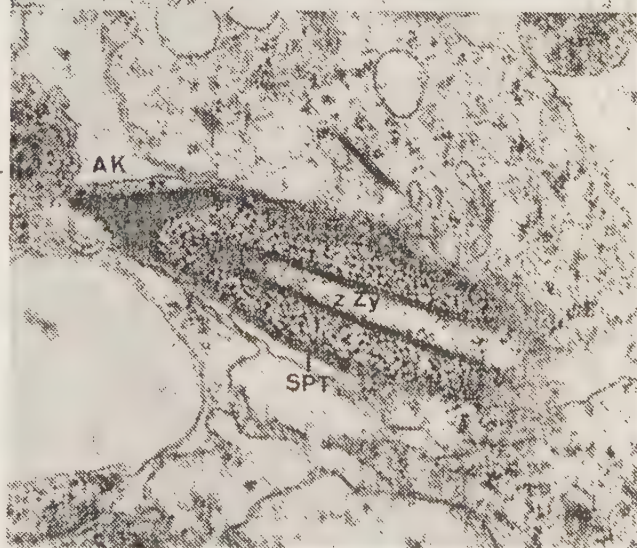
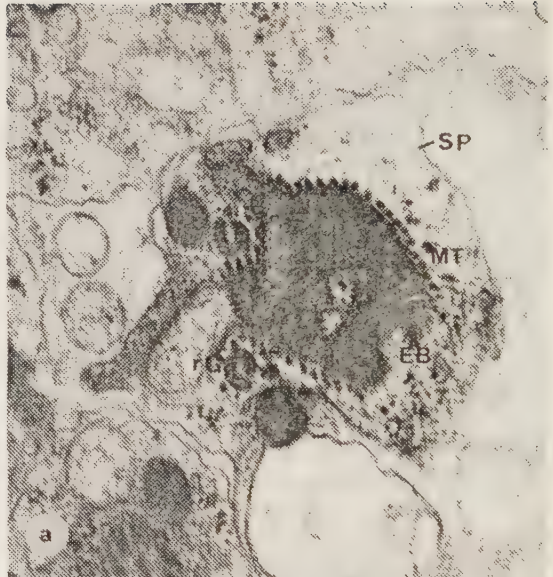


Abb. 20 a, b

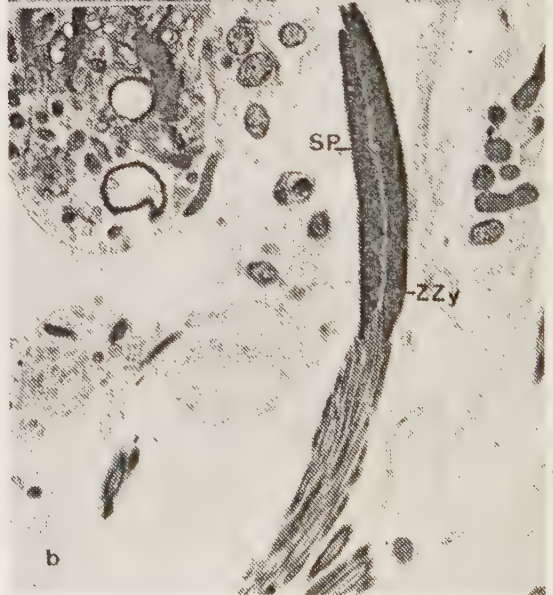
a.

*Chironomus anthracinus*:  
Imago  
Spermium (SP) quer; der  
Kern zeigt 2 Einbuch-  
tungen (EB), in einer  
liegt ein rinnenartiges  
Gebilde (rG); umgeben  
ist der Kern von einem  
System von Mikrotubuli  
(MT). Im Inneren besitzt  
er einen Zentral-Zylinder,  
der sich auf einer Seite  
nach außen öffnet;  
x 170800



b.

*Chironomus anthracinus*:  
Imago  
Spermium (SP) längs;  
der dunkel kondensierte  
Kern zeigt die laterale  
Öffnung des Zentral-  
Zylinders (ZZy).  
x 25650



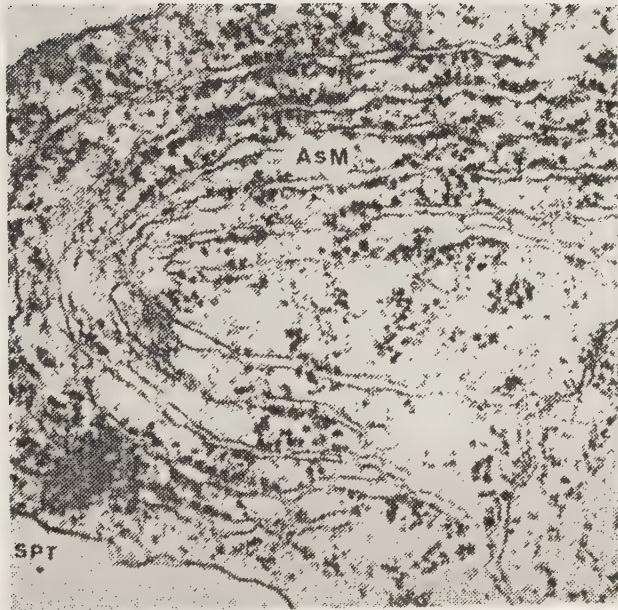
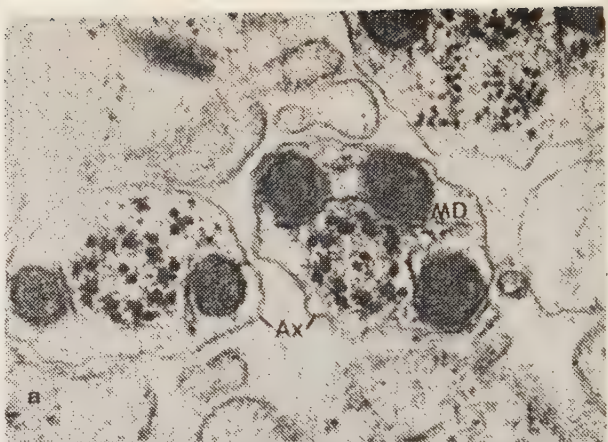


Abb. 21

Chironomus anthracinus: Ph 9/L IV  
Anastomosales Membransystem (ASM)  
der Spermatide (SPT)  
x 70000

a.

*Chironomus anthracinus*:  
Imago  
Axonema quer; es befinden sich 2 bzw. 3 mitochondriale Derivate (MD) in ihm; das 9+2 Mikrotubuli-Muster und die 2 Zentral-Zylinder bestehen aus soliden Strängen.  
Axonema (Ax);  
x 81200



b.

*Chironomus anthracinus*:  
Puppe  
Axonema (Ax) einer Spermatide;  
Doubletten (D) und Zentral-Tubuli (ZT) sind hohl;  
mitochondriale Derivate (MD)  
x 102600



c.

*Chironomus anthracinus*:  
Imago  
Periodische Schrägstreifung der mitochondrialen Derivate (MD)  
x 137200



Abb. 23

*Chironomus anthracinus*:  
Imago  
Trianguläres Akrosom  
(Ak) eines Spermiums.  
x 131600

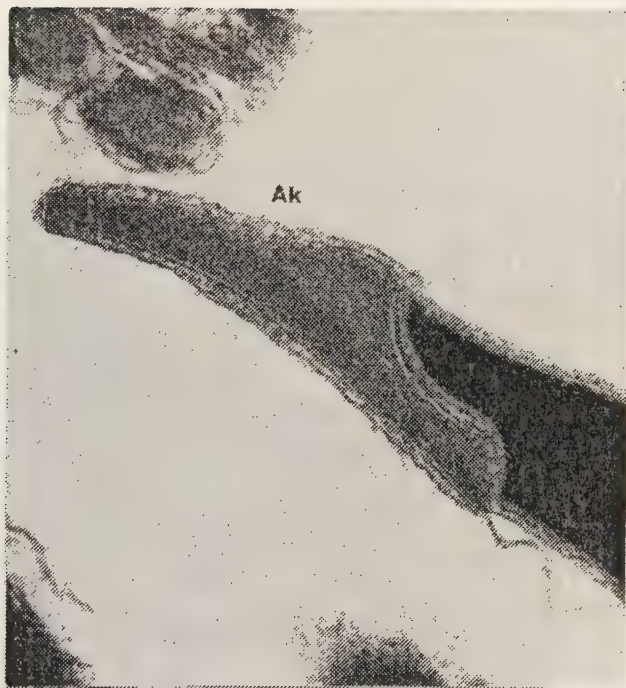


Abb. 24

*Chironomus anthracinus*:  
Imago  
Distaler Teil des Zentriols (Z), die 9 Triplets sind propellerartig angeordnet und von 9 Begleitstrukturen umgeben; daneben sieht man einen zweifachen proximalen Zentriolenanteil (prZ), in dem schon die 2 Zentral-Tubuli (ZT) angeschnitten sind.  
Mitochondriale Derivate (MD).  
x 112000

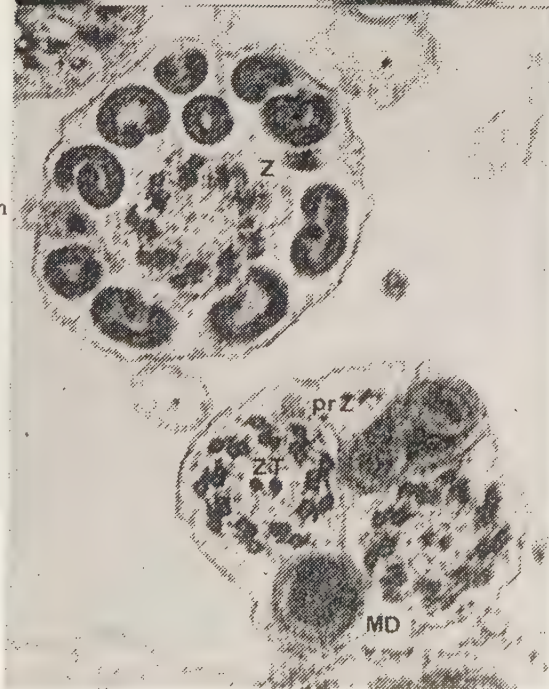
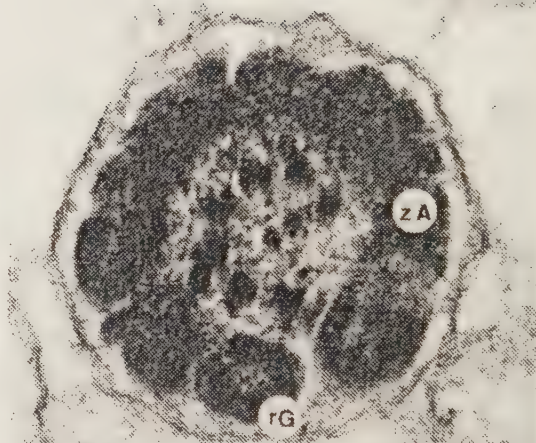


Abb. 25a, b

a.

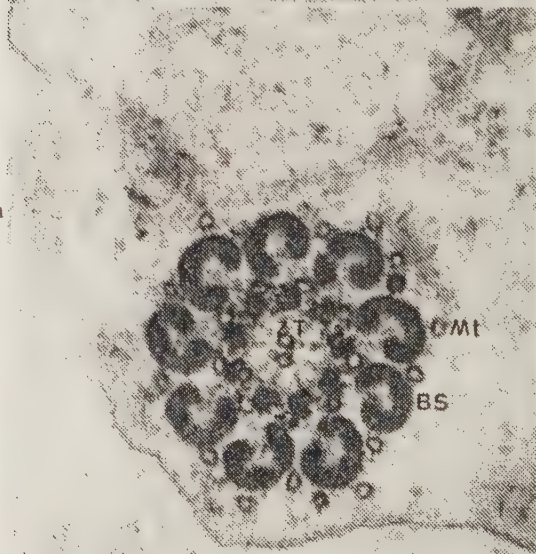
*Chironomus anthracinus*:  
Imago  
Schräg angeschnittenes  
zentrioläres Adjunkt  
(zA), das auf einer  
Seite in rinnenartige  
Gebilde (rG) übergeht.  
x 147000



a

b.

*Chironomus anthracinus*:  
Imago  
Beginnendes Axonema (9+2),  
um das 9 Begleitstrukturen  
(BS) gelagert sind;  
Mikrotubuli (Mt),  
2 Zentraltubuli (ZT)  
x 123200



b

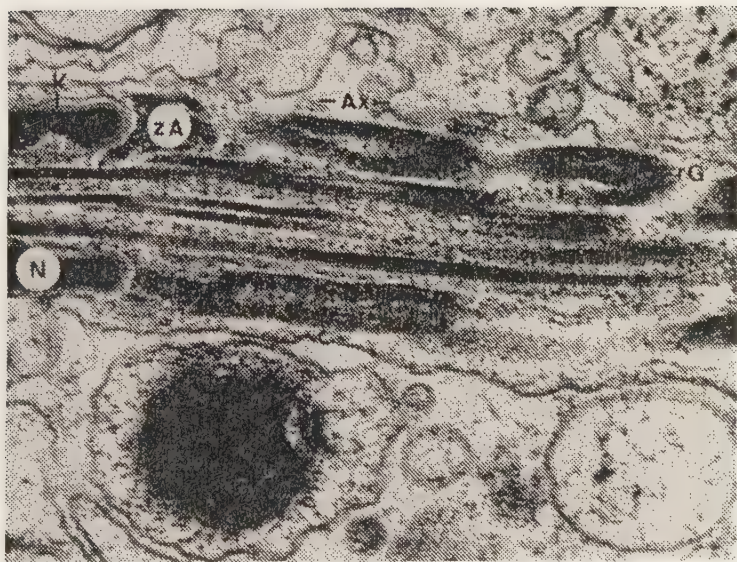


Abb. 26

Chironomus anthracinus: Imago  
 Übergang von Kopf (K) zu Schwanz (Ax)  
 längs;  
 Nukleus (N)  
 9 rinnenartige Gebilde (rG)  
 zentrioläres Adjunkt (zA)  
 x 81200

Abb. 27a, b

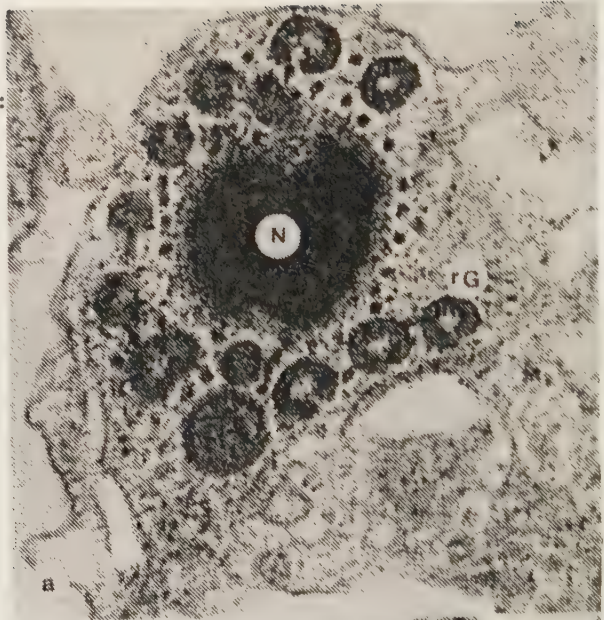
a.

*Chironomus anthracinus*:

Imago

Spermienkern (N) quer,  
der von rinnenartigen  
Gebilden (rG) umgeben  
ist.

x 100800



b.

*Chironomus anthracinus*:

Imago

Übergang von Kern (N)  
zu zentriolärem Adjunkt  
(zA) umgeben von  
rinnenartigen Gebilden  
(rG) und mitochon-  
drialem Derivat (MD);  
Doubletten (D)

x 92400

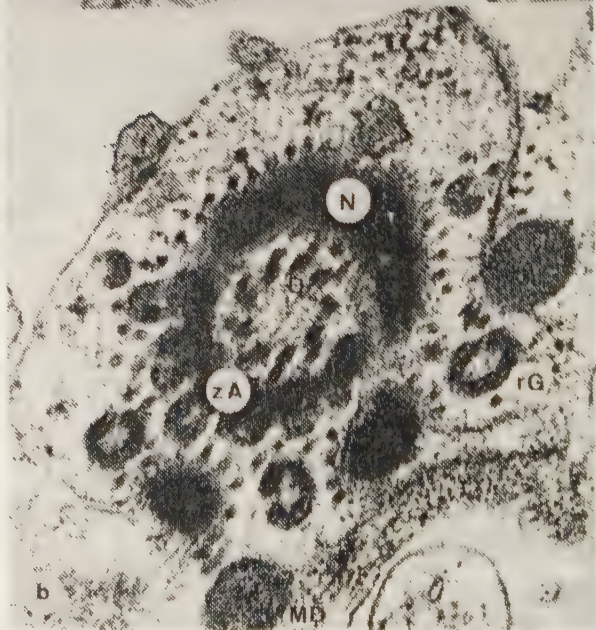




Abb. 28

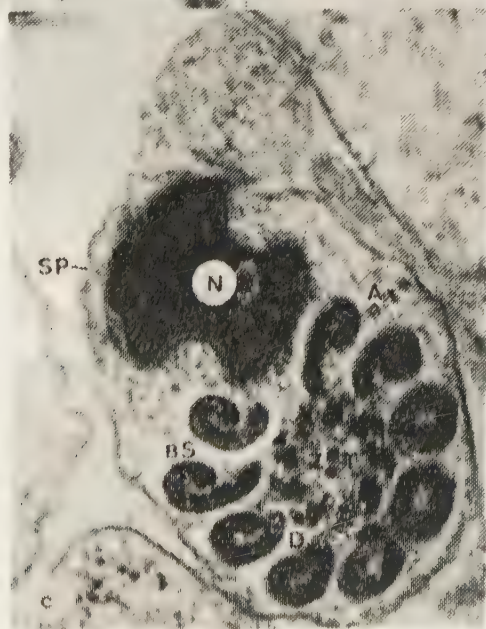
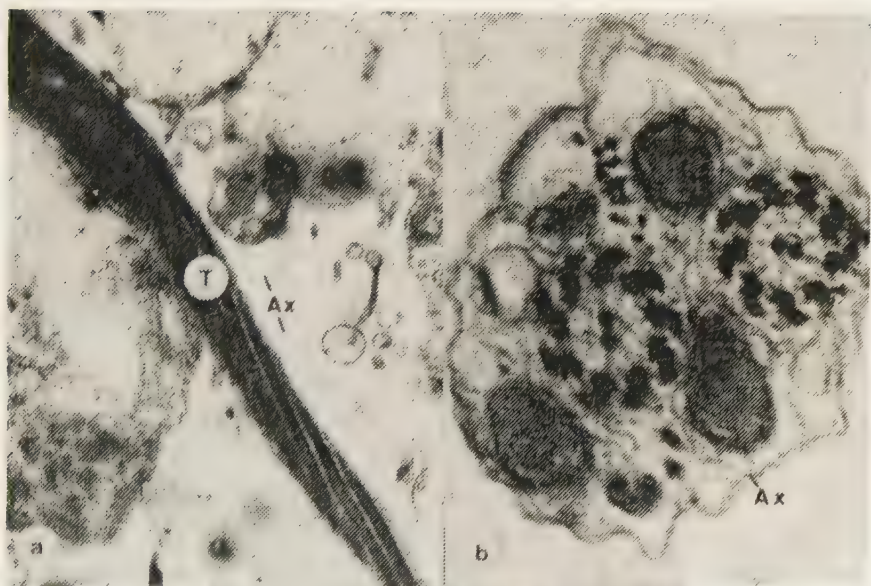
*Chironomus anthracinus*: Imago  
Axonema (Ax) (9+2);

2 mitochondriale Derivate (MD)

x 92400

Abb. 29a, b, c

- a. *Chironomus anthracinus*: Imago  
Torsion (T) des oberen Teils  
des Axonemas (Ax)  
x 25650
- b. *Chironomus anthracinus*: Imago  
Verdopplung des Axonemas (Ax)  
x 117600
- c. *Chironomus anthracinus*: Imago  
Spermium (SP) quer  
Kern (N) liegt neben Axonema (Ax)  
9 Begleitstrukturen (BS)  
9 Doubletten (D)  
Zentral-Tubuli (ZT)  
x 103600



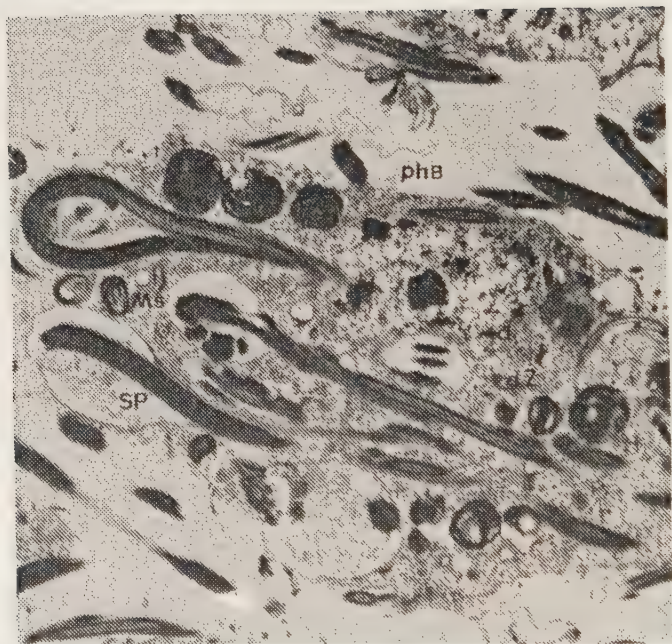


Abb. 30

Chironomus anthracinus: Imago  
 Phagozytärer Bezirk (phB)  
 mit unvollständig lysierten Spermien (SP)  
 sowie degenerativen Zellbestandteilen (dZ)  
 und Myelinstrukturen (Ms).  
 x 12690

ABBILDUNGEN (1 - 23) ZU DEN HODENSTRUKTUREN  
VON CHIRONOMUS ANTHRACINUS NACH SCHÄDIGUNG  
DURCH PARASITÄRE NEMATODEN (MERMITHIDAE)



Abb. 1a, b

*Chironomus anthracinus*:

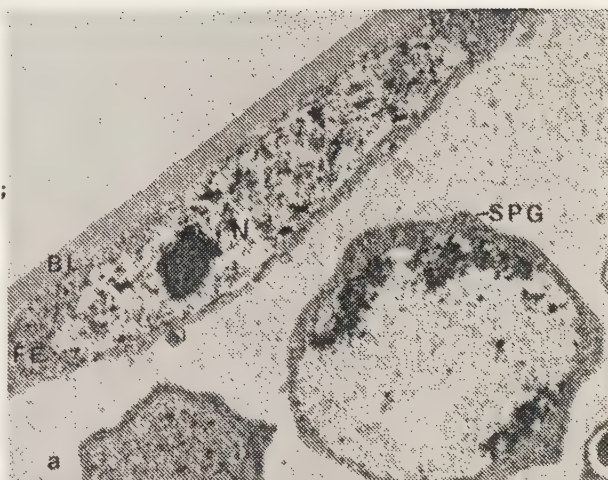
a.

Ph 3/L IV

Schmaler Streifen des  
Follikel­epithels (FE)  
mit länglichem Kern (N);  
nach außen begrenzt  
den Hoden eine Basal-  
lamina (BL).

Spermatogonie (SPG)

x 12690

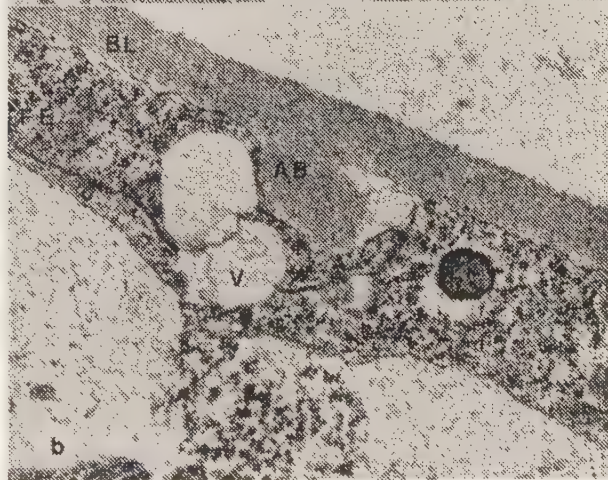


b.

Ph 3/L IV

Follikel­epithel (FE)  
mit Vakuolen (V); die  
begrenzende Basal-  
lamina (BL) zeigt eine  
Ausbuchtung (AB) ins  
Epithel.

x 24700



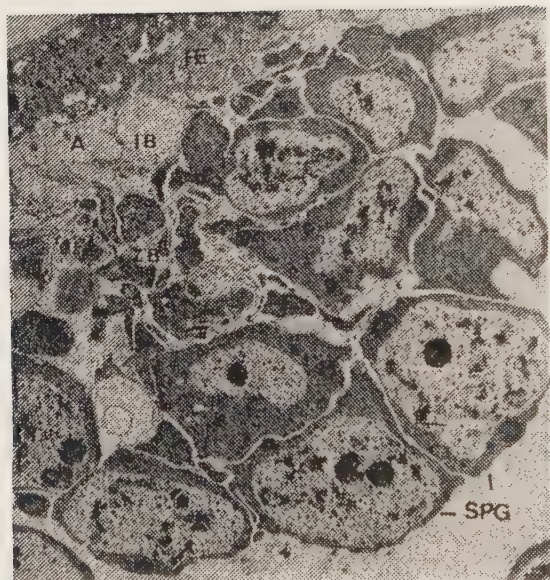


Abb. 2

*Chironomus anthracinus*:

Ph 6/L IV

Follikelepithel (FE) mit stark lysierenden  
Bezirken (IB) der Ausläufer (A);

Spermatogonien (SPG)

Zellbrücken (ZB)

x 4680

Abb. 3a, b

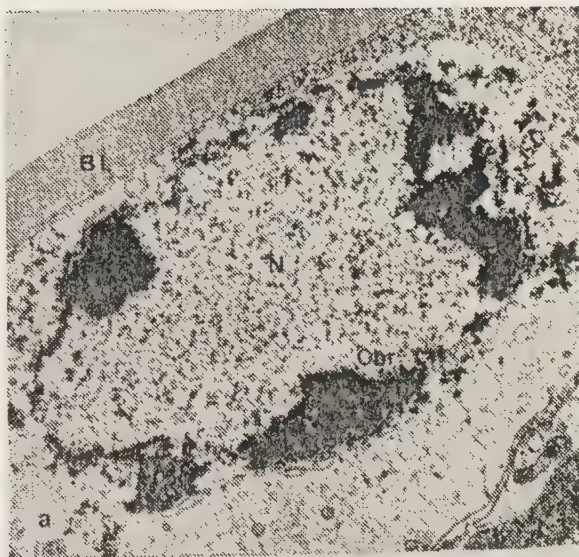
*Chironomus anthracinus*:

a.

Ph 6/L IV

Degenerierender Nukleus  
(N) des Follikelepithels  
mit am Rand verklumptem  
Chromatin (Chr);  
Basallamina (BL)

x 20900

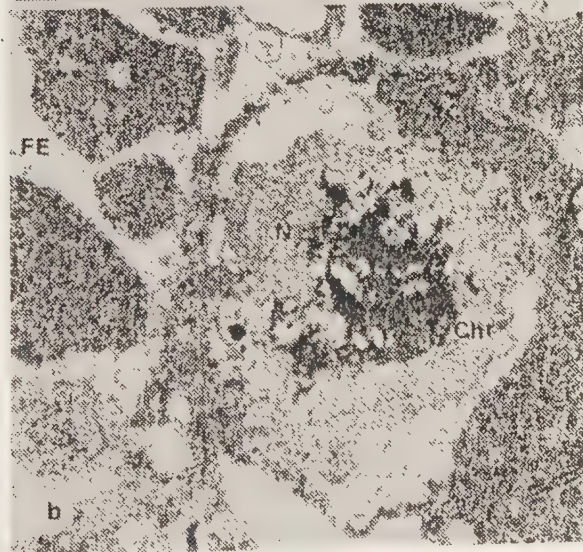


b.

Ph 6/L IV

Lysierende Zelle des  
Follikelepithels (FE);  
Nukleus (N)  
Chromatin (Chr)

x 20900



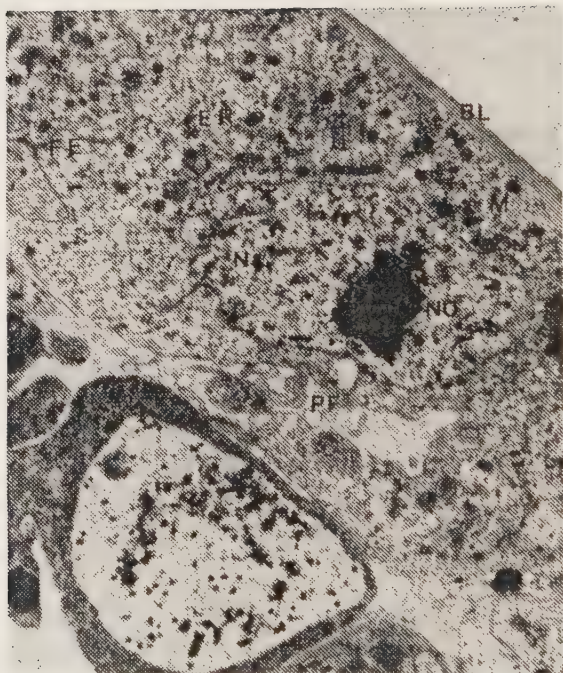


Abb. 4

Chironomus anthracinus: Ph 4/L IV  
 Follikelepithel (FE) mit Nukleolus (NU);  
 Basallamina (BL)  
 Endoplasmatisches Retikulum (ER)  
 Mitochondrien (M)  
 Plasmatische Fortsätze (PF) des Epithels  
 x 10800

Abb. 5

*Chironomus anthracinus*:  
Ph 6/L IV  
Follikelepithel (FE),  
in dem sich gruppen-  
weise Bakterioiden (B)  
und Mitochondrien (M)  
zusammengeschlossen  
haben;  
Basallamina (BL)  
Nukleus (N)  
Vakuolen (V)  
x 22800

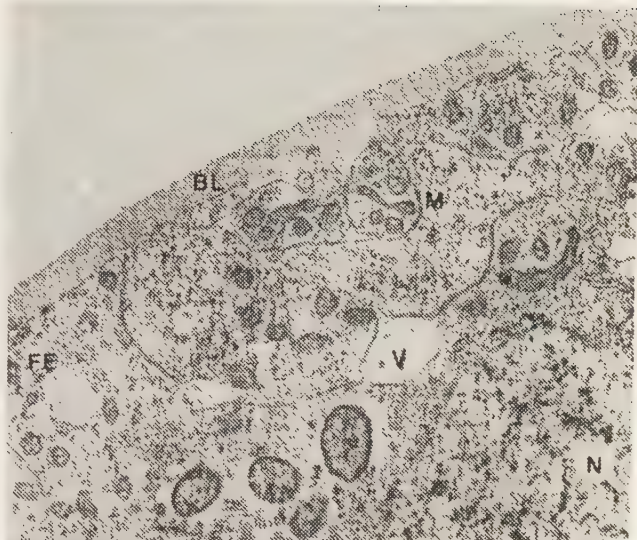


Abb. 6

*Chironomus anthracinus*:  
Ph 9/L IV  
Follikelepithel (FE)  
mit aufgequollenen  
Mitochondrien (M), in  
denen sich die Zwischen-  
räume der Cristae ver-  
größert haben; die Zahl  
der Cristae ist ver-  
ringert.  
Basallamina (BL)  
x 72800

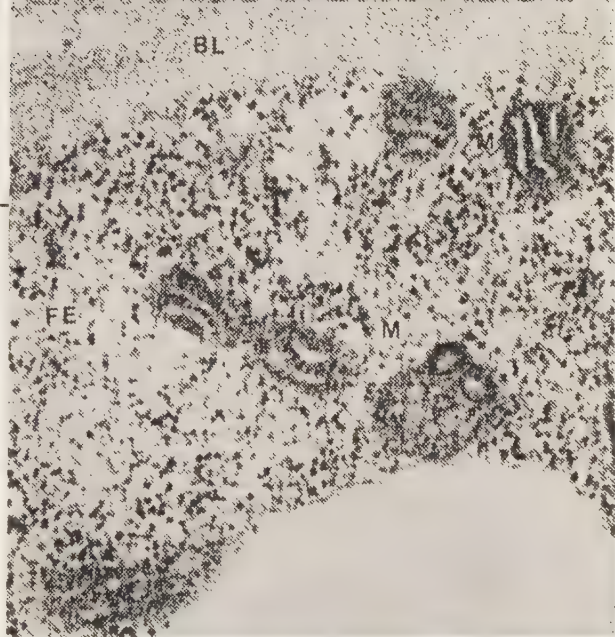


Abb. 7a, b

Chironomus anthracinus:

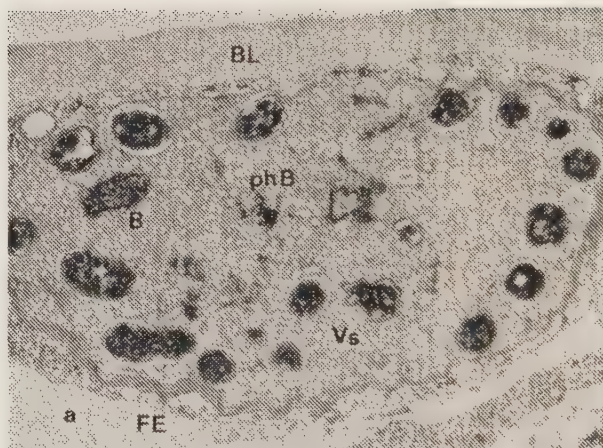
a.

Ph 3/L IV

Phagozytärer Bezirk  
(phB) mit zahlreichen  
Vesikeln (VS), sowie  
sich in Auflösung  
befindender Bakterioide  
(B);

Basallamina (BL)

x 20900



b.

Ph 3/L IV

Phagozytäre Bezirke  
(phB), die Vesikel (VS),  
Verklumpungen (VK) und  
Granula (GR) enthalten.  
x 20900

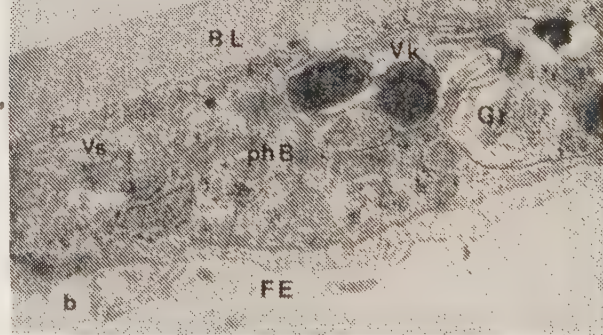


Abb. 8

Chironomus anthracinus:  
Ph 5/L IV  
Degenerierendes  
Follikelepithel (FE) mit  
Vakuolen (V), die noch  
lamelläre Reste (LS)  
und aufgequollene  
Mitochondrien (M) ent-  
halten.  
x 24700

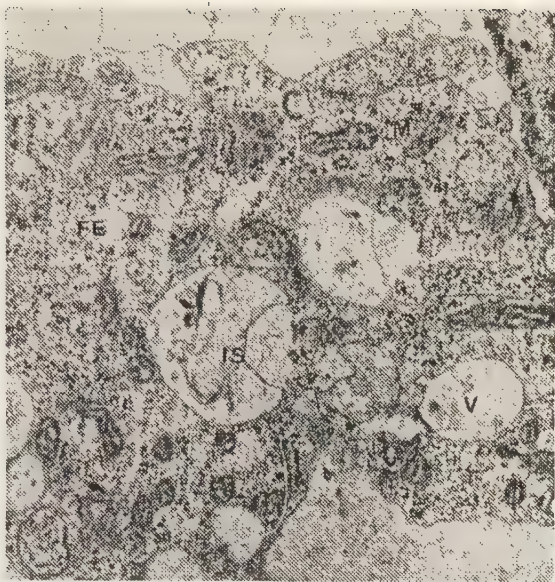


Abb. 9

Chironomus anthracinus:  
Ph 4/L IV  
Follikelepithel (FE)  
mit Kern (N); der  
Ausläufer (A) des  
Epithels ist stark  
lysiert;  
Zellbrücken (Zb)  
x 20900

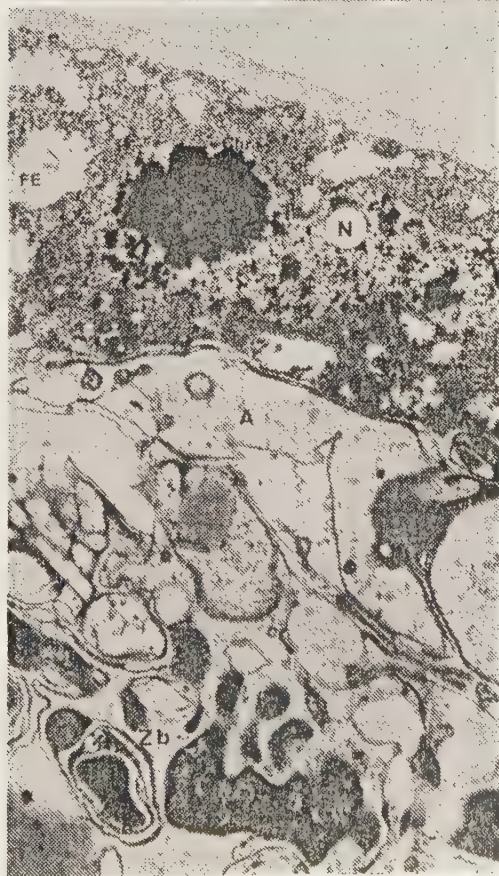


Abb. 10a, b

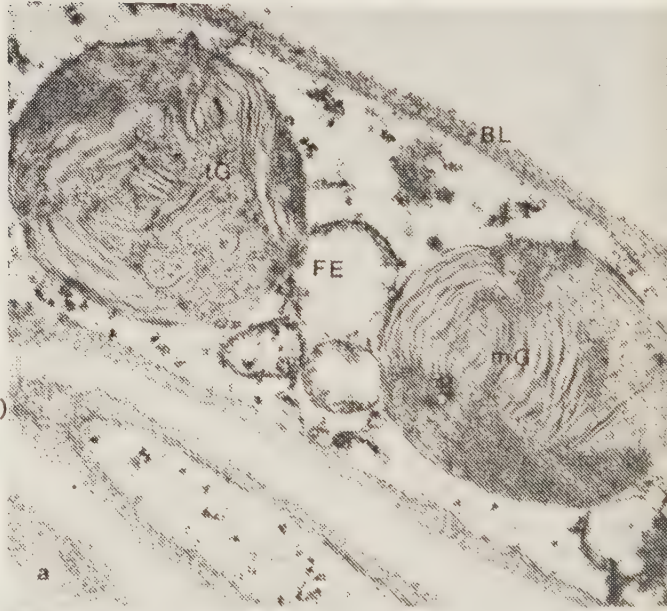
*Chironomus anthracinus*:

a.

Imago

Degeneriertes Epithel (FE) mit myelin-  
artigen bzw. tubulösen Gebilden (mG und  
tG); Basallamina (BL)

x 29450

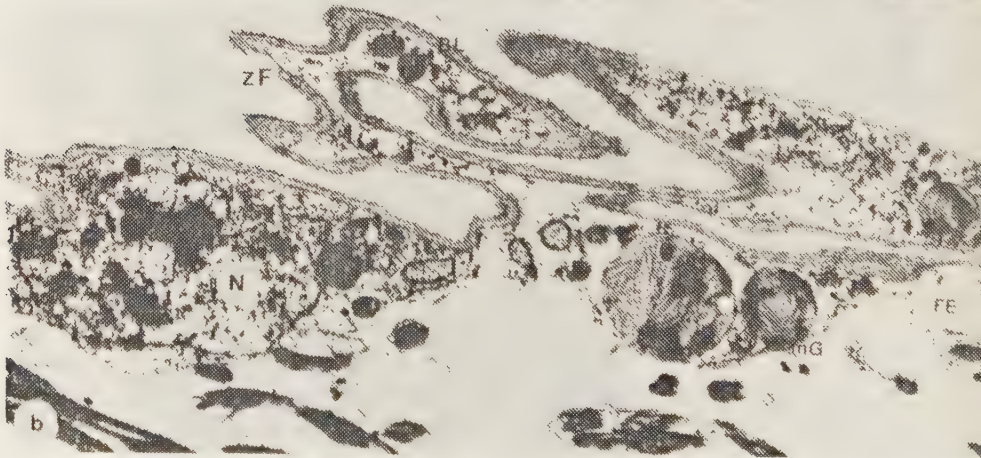


b.

Imago

Follikel­epithel (FE)  
in zottigen Falten  
(zF) mit polymorphe­  
m Kern (N) und myelin-  
artigen Gebilden (mG)  
Basallamina

x 10340



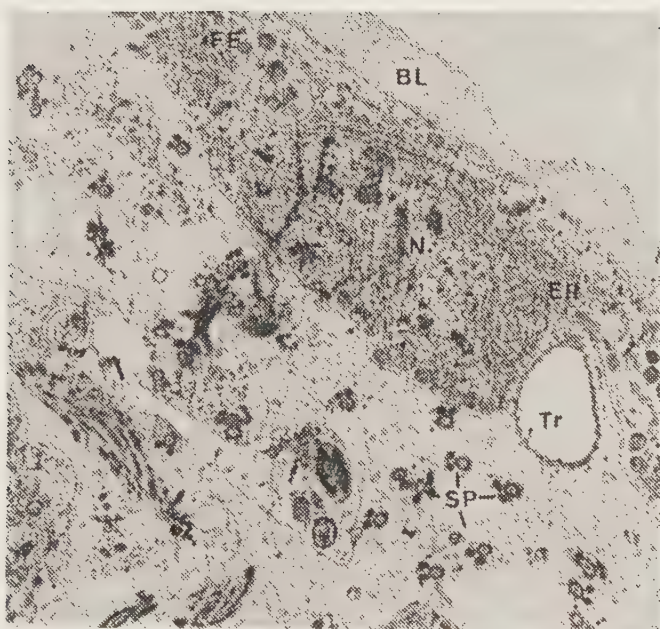


Abb. 11

*Chironomus anthracinus*:

Puppe

Follikel epithel (FE) mit polymorphem  
Kern (N) und zerfallendem Endoplasmatischem  
Retikulum (ER);  
eine Trachee (Tr) ist an das Epithel  
angelagert.

Gewölbte Basallamina (BL)

Spermien (SP)

x 24700

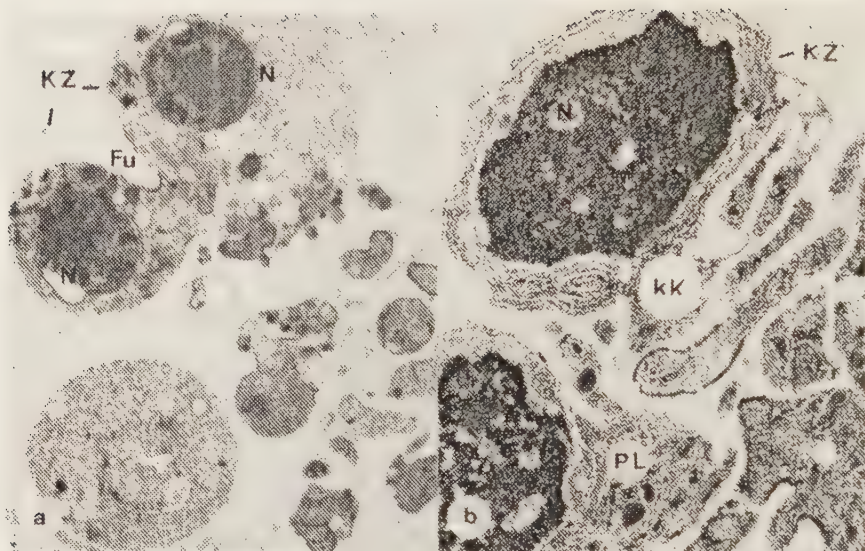


Abb. 12 a, b, c  
Chironomus anthracinus:

a.

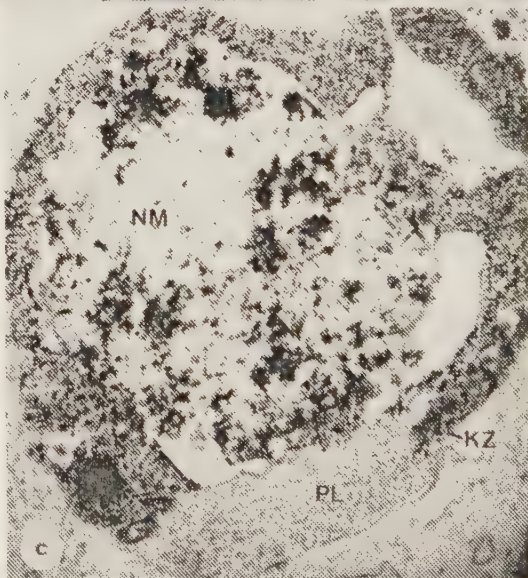
Ph 3/L IV

2 degenerierende Keimzellen (KZ), deren Kerne (N) verklumpt sind; sie sind über ein Fusom (Fu) miteinander verbunden.  
x 10340

b.

Ph 4/L IV

Degenerierende Keimzelle (KZ); der pyknotische Kern (N) ist von konzentrischen Kreisen (kK) des zerfallenden Plasmas (PL) umgeben.  
x 10340



c.

Ph 4/L IV

Degenerierende Keimzelle (KZ), deren Kernmatrix (NM) sich von den Wänden löst und deren Plasma (PL) zerfällt.  
x 25650

Abb. 13

Chironomus anthracinus:  
Ph 3/L IV  
Keimzellen (KZ), die  
einzeln im Hoden liegen.  
x 14100

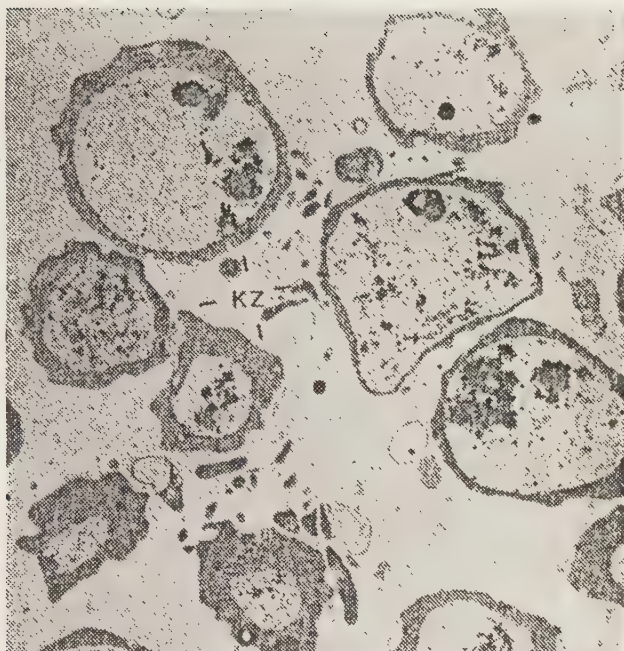


Abb. 14

Chironomus anthracinus:  
Ph 9/L IV  
Spermatide (SPT) mit  
kreisrundem Kern (N) und  
großem Nukleolus (NU);  
im Plasma findet man  
lysierte Bezirke (lB).  
Die Mitochondrien (M)  
sind aufgequollen.  
x 13630

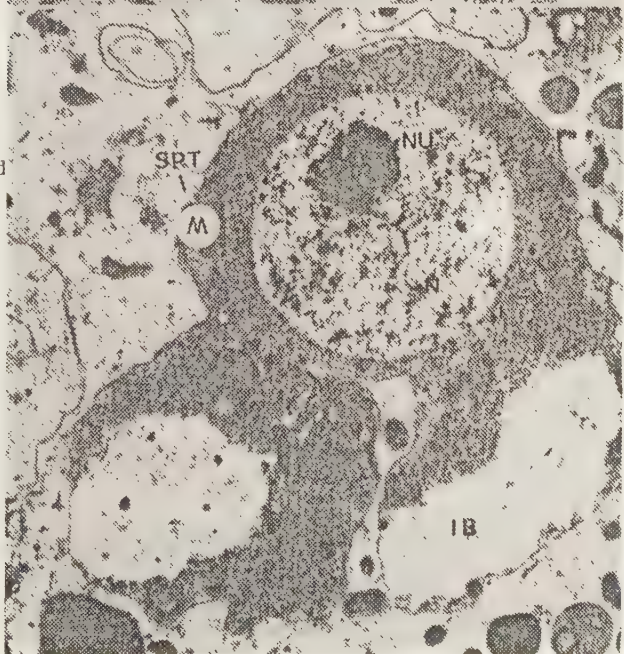


Abb. 15

Chironomus anthracinus:  
Ph 9/L IV  
Spermatide (SPT) mit  
ovalem Kern (N);  
dem Kern lagert eine  
akrosomale Vakuole (AKV)  
und mehrfach gelagertes  
Endoplasmatisches  
Retikulum (ER) an.  
x 22800

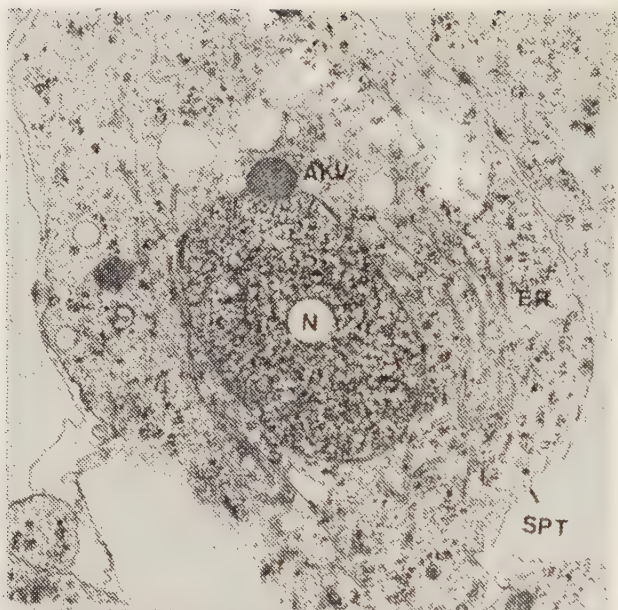


Abb. 16

Chironomus anthracinus:  
Ph 9/L IV  
Spermatide (SPT), deren  
Kern (N) von parafuso-  
rialen Membranen (PM)  
umfaßt wird, die dabei  
zusätzliches Plasma-  
material umschließen.  
Chromatoidkörper (ChrK)  
x 20900

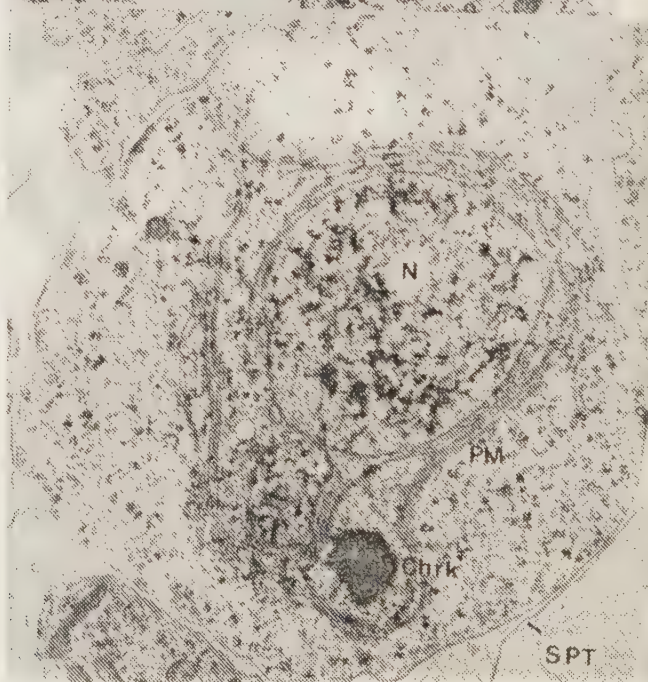


Abb. 17

Chironomus anthracinus:  
Imago  
Spindelförmige Sper-  
matide (SPT);  
das keilförmige  
Adjunkt (zA) zeigt  
beginnende Ver-  
klumpung.  
x 20900



Abb. 18

Chironomus anthracinus:  
Imago  
Spermium (SP) mit  
Krümmung von Kopf (K)  
zu Schwanz (Ax);  
das zentrioläre Adjunkt  
(zA) ist völlig  
verklumpt.  
x 28025

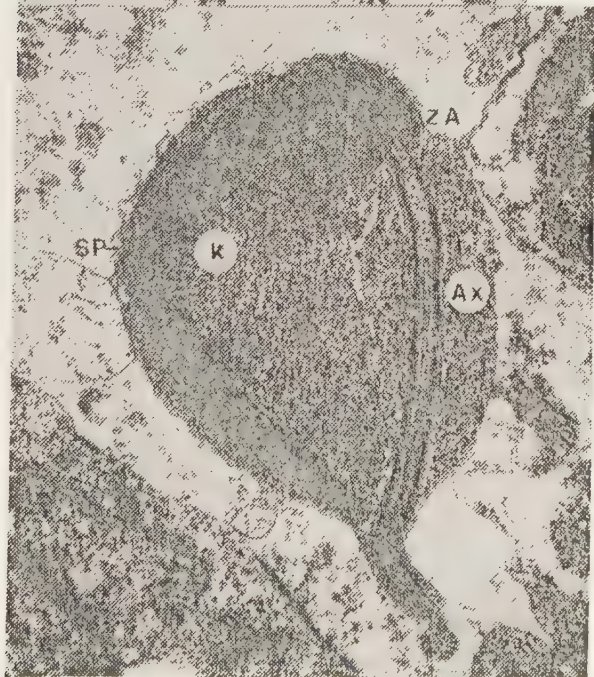


Abb. 19a, b

*Chironomus anthracinus*:

a.

Imago

Spermium (SP) längs am

Übergang von Kopf (K)

zu Schwanz (Ax);

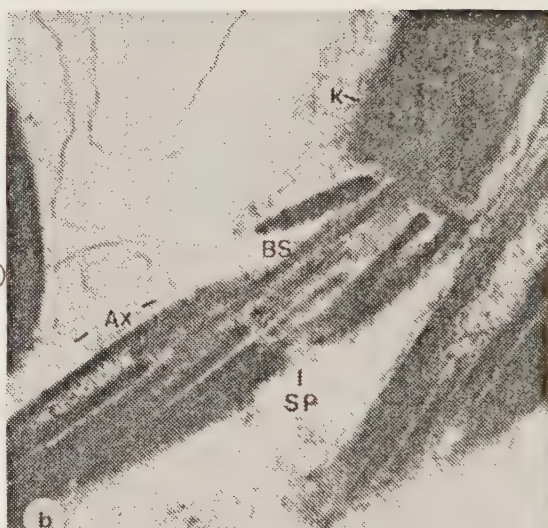
die 9 Begleitstrukturen

sind z.T. aufgebrochen.

Membranausbuchtungen (MA)

am kaudalen Bereich.

x 67200



b.

Imago

Spermium (SP) am

Übergang von Kopf (K)

zu Schwanz (Ax);

die Begleitstrukturen

(BS) sind aufgebrochen

und gegeneinander

verschoben.

x 67200

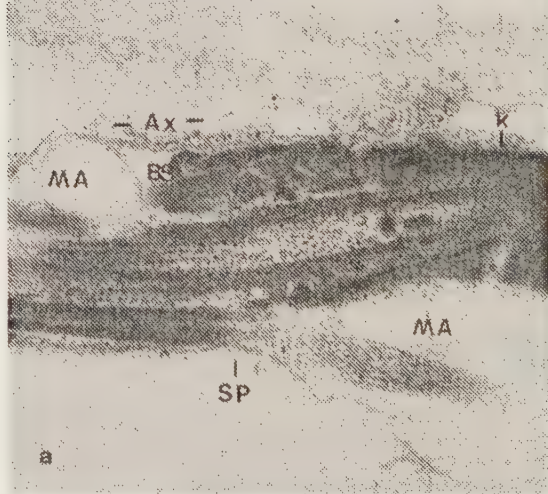


Abb. 20

Chironomus anthracinus:  
Imago

Phagozytärer Bezirk  
(phB), in dem sich noch  
ein auflösendes Sper-  
mium (SP) erkennen  
läßt.

"dense bodies" (db)

Vesikel (Vs)

x 25650

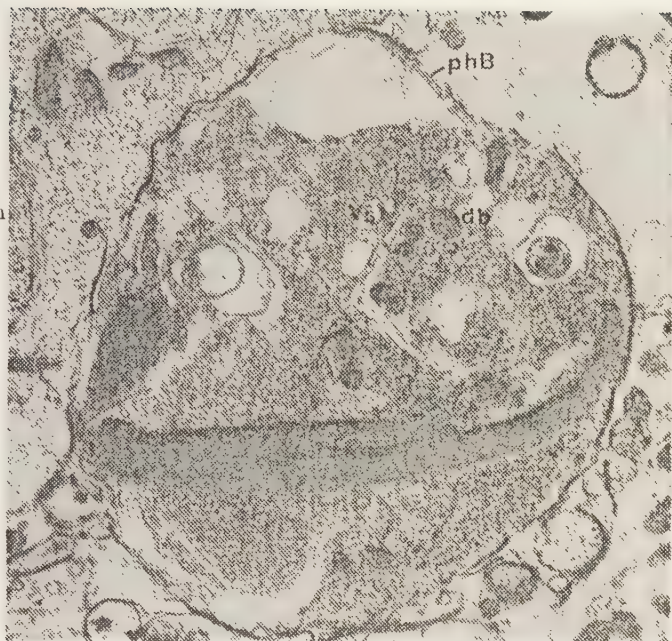


Abb. 21

Chironomus anthracinus:

Imago

Degenerierende Keim-

zelle (KZ);

vermutlich eine Sper-

matogonie, die sich

im Hoden der Imago befindet.

x 20900

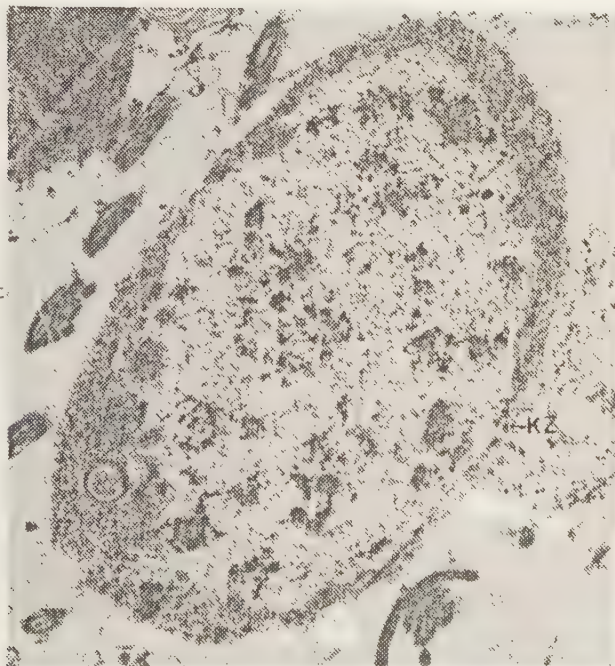


Abb. 22

Chironomus anthracinus:  
Imago  
Spermium (SP) quer;  
der Kern (N) zeigt un-  
regelmäßige Verdichtung  
der Matrix.  
x 54150



Abb. 23

Chironomus anthracinus:  
Imago  
Verdopplung vom unteren  
Teil des Kopfes (K).  
x 28500









